

وظائف أعضاء النبات

تأليف

محمد جميل عبد الحافظ

بكالوريوس علوم (مرتبة الشرف الأولى)

وماجستير علوم من جامعة فؤاد الأول

مدرس بكلية الزراعة

الطبعة الأولى

١٣٦٨ هـ - ١٩٤٩ م

حقوق الطبع محفوظة للمؤلف

ملتزمة النشر والطبع

مكتبة النهضة المصرية

٩ شارع مدني - القاهرة

طبعة الشبكي بالزهر بمصر

وظائف أعضاء النبات

تأليف:

محمد جميل عبد الحافظ

بكالوريوس علوم (مرتبة الشرف الأولى)
وماجستير علوم من جامعة فؤاد الأول
مدرس بكلية الزراعة

الطبعة الأولى

١٣٦٨ هـ - ١٩٤٩ م

حقوق الطبع محفوظة للدواف

ملتزمة النشر والطبع
مكتبة النهضة المصرية
٩ شارع عدل باشا بالقاهرة

طبعة الشكوى بالزهر برصه

المحتويات

صفحة	
١	علم وظائف أعضاء النبات
٢	الخلية النباتية
٣	الصفة التشريحية والتركيب الكيماوى للبروتوبلازم
٤	أغشية الخلية
٧	ظاهرة التوتر السطحي
٨	ظاهرة التجمع السطحي
١٠	علاقة الظواهر السطحية بتكوين الأغشية البلازمية
١٢	النفاذية
١٢	نفاذية الجدار الخلوى
١٣	نفاذية الغشاء البروتوبلازمى
١٤ - ٢٠	العوامل التى تؤثر فى نفاذية الغشاء البروتوبلازمى (الضوء . درجة الحرارة . الأس الأيدروجينى . المركبات السامة . الذائبات)
٢١	التضاد . المحاليل المتزنة
٢٢	الانتشار
٢٣	العوامل التى تؤثر فى معدل انتشار المادة
٢٤	الانتشار خلال الأغشية
٢٦ - ٢٩	الضغط الأزموزى . تقديره
٣٠ - ٣٦	علاقة الخلية النباتية بالظواهر الأزموزية (ضغط الامتلاء . الضغط الجدارى . قوة الامتصاص الأزموزية . البلزمة)

صفحة

٣٧

الحالة الغروية

٣٧

المحلول الحقيقى . المعلق والمستحلب . المحلول الغروى

٣٨

تحضير المحاليل الغروية

الخواص العامة للمحاليل الغروية (الانتشار . الضغط الأزموزى .

٤٥ - ٤١

ظاهرة تئدال . الحركة البراونية . الشحنة الكهربية)

٤٦

أنواع المحاليل الغروية . الخواص المميزة لكل منها

٥١

امتصاص الماء

٥١

الطريق الذى يسلكه الماء من التربة إلى داخل النبات وطريقة امتصاصه

٥٣

الضغط الجذرى

٥٤

صعود العصارة

العوامل التى تؤثر فى معدل الامتصاص (درجة حرارة التربة .

تركيز محلول التربة . المحتوى المائى للتربة . المحتوى

الأوكسجينى للتربة)

٥٨ - ٦٢

٦٣

امتصاص العناصر

٦٣

المادة الجافة والمحتوى الرمادى لأنسجة النباتية

٦٤

التربة كمصدر للعناصر

٦٥

هل تخضع الذائبات المحتصة لقوانين الانتشار البسيط ؟

بعض تفسيرات ظاهرة التراكم الملحى بأنسجة النبات (ايزان دونان .

٦٨ - ٧٣

نقط التعادل الكهربي لبروتيينات البروتوبلازم . النشاط الحيوى)

صفحة	
٧٤	الفتح
٧٤	النتج الأدمى والنتج الثغرى . الجهاز الثغرى
٧٥	السعة الانتشارية للثغور
٧٧	علاقة الضوء . بحركة فتح الثغور وغلقها
	العوامل التى تؤثر فى معدل النتج (درجة الرطوبة . درجة الحرارة . التيارات الهوائية . الضوء . سعة الثغور . المحتوى المائى للخلايا الناتجة)
٨٧ - ٨١	
٨٨	المغذيات النباتية
٨٨	فيم تستغل العناصر الممتصة ؟
٨٩	المغذيات الضرورية الكبرى والمغذيات الضرورية الصغرى
٩٠ - ٩٣	بعض التراكيب الغذائية الشائعة
	العناصر الضرورية والأدوار الفسيولوجية التى تقوم بها (الكربون .
	الهيدروجين . الأكسجين . الأزوت . الكبريت . الفوسفور .
	البوتاسيوم . الكالسيوم . الماغنيسيوم . الحديد . البورون .
٩٣ - ١٠١	المنجنيز . النحاس . الخارصين)
١٠٢	الإنزيمات
١٠٢	الطبيعة الكيميائية للإنزيمات وطبيعة عملها
	بعض العوامل التى تؤثر فى النشاط الإنزيمى (الحرارة .
١٠٥ - ١٠٧	الأس الهيدروجينى . المخدرات والسموم)
١٠٧	تقسيم الإنزيمات
١٠٨	إنزيمات الهضم
١١١	إنزيمات التأكسد والاختزال
١١٥	إنزيمات الاختيار

صفحة	
١٢١	التحول الفيزيائي
١٢١	البناء . الهدم . الأيض
١٢٢	بناء المواد الكربوهيدراتية
	أطوار عملية البناء الضوئي (نظرية الفورمالدهيد .
١٢٣ - ١٢٩	تعديل فيلشتمتر وشتول . نظرية بريجز)
١٢٩	منتجات البناء الضوئي
١٣١	تكوين الفشا
١٣٤	بناء المواد البروتينية
	مصادر الأزوت
	أطوار البناء البروتيني (اختزال النترات . تكوين
١٣٦ - ١٤٢	الأمحاض الأمينية . تكوين البروتينات)
١٤٣	نقطة التعادل الكهربائي للبروتين
١٤٤	تشبيث الأزوت
١٤٦	استحالة الأزوت العضوي إلى نترات
١٤٧	التنفس
١٤٩	العلاقة بين نوعي التنفس الهوائي واللاهوائي
١٥٧	معامل التنفس
١٦١	النمو
١٦١	العمليات التي يتضمنها النمو
١٦٣	قياس النمو
١٦٧	هرمونات النمو
١٦٧	علاقة الأوكسينات بنمو السيقان
١٦٩	علاقة الأوكسينات بنمو الجذور
١٧٠	علاقة الأوكسينات بنمو البراعم

صفحة	
١٧١	تفسير التأثيرات المتباينة للأوكسينات في استطالة الجذور والأعضاء الخضرية
١٧٢	طريقة فعل الأوكسين . التقدير الكمي للأوكسين
١٧٤	كيمياء الأوكسينات
١٧٦	انتقال الأوكسينات
١٧٧	علاقة الهرمونات بالتكوين الجذري
١٨٠	هرمنة البذور
١٨١	عقد الثمار وتكوين الثمار اللا بذرية . تساقط الثمار
١٨١	الكالينات
١٨٣ - ١٩٠	الإرباع . التأقت الضوئي . التأقت الحرارى
١٩١	الاهساس والحركة في النبات
١٩٢	الاتجاهات
١٩٢	الاتجاه الأرضي
١٩٤	الاتجاه الضوئي
١٩٨	الاتجاه المائي
١٩٩	الاتجاه الكيماوي
١٩٩	الاتجاه اللمسي
٢٠٠	الحركات النباتية التي لا يتحدد اتجاهها باتجاه المؤثر الخارجى
٢٠٣ - ٢١٠	المراجع

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

وظائف أعضاء النبات

علم وظائف أعضاء النبات هو الناحية العلمية التي تتعاق بدراسة ظواهر الحياة في النبات ومعرفة الطريقة التي يؤدي بها كل عضو من أعضائه وظيفته الحيوية .

وتعزى الظواهر الحيوية وضوابطها في الكائنات الحية ، نباتية كانت أو حيوانية ، إلى خواص خلاياها المكونة لها ، فالخلية هي الوحدة الأساسية لتركيب الكائن الحي وتستقر في مادتها المخاطية جميع العوامل المسببة والمهيمنة على الظواهر الحيوية جميعها من نمو وتطور وحركة وتكاثر . . . الخ

وفي عام ١٨٤٤ أطلق فون مول (١) على هذه المادة المخاطية اسم « نروتوبلازم » وظل هذا الاسم مطلقا على شتى أشكال المادة الحية .

الخلية النباتية

تتميز الخلية النباتية عن الخلية الحيوانية بأن مادتها الحية محوطة بغلاف رقيق يسمى « الجدار الخلوي » ، وتبطن هذا الجدار من الداخل المادة البروتوبلازمية . وبروتوبلازم الخلايا الناشطة عبارة عن مادة شفافة خائرة قليلا ومحببة ، ويحتوى على عدد من المركبات أهمها « النواة » وهى جسم معتم كروى الشكل تقريبا ، يفصله عن بقية البروتوبلازم غشاء معين هو « الغشاء النووي » . ويوجد داخل هذا الغشاء المحيط بالنواة سائل صاف يعرف « بالعصير النووي » وشبكة دقيقة من مادة معتمة هى « الشبكة الكروماتينية » وكتلة كروية واحدة أو أكثر تعرف « بالنوية » أو « النويات » . ويطلق على جميع البروتوبلازم خارج نواة الخلية اسم « سيتوبلازم » .

والسيتوبلازم عبارة عن مادة غروية صافية ذات قوام سائلى إلا أنها أقل سيولة من الماء . وإذا فحص السيتوبلازم خلال المجهر بقوة تكبير عالية فإنه يلاحظ وجود حبيبات وقطيرات دقيقة معقدة به ، وتبدو هذه الجسيمات عادة فى حركة مستمرة (الحركة البراونية) (١) . أما الجزء السائلى من السيتوبلازم فقد يشاهد أيضا فى حركة انسيابية على السطح الداخلى لجدار الخلية (الانسياب البروتوبلازمى) (٢) .

وتدل خواص السيتوبلازم وما يتم به من عمليات متعددة متباعدة من بناء وتمثيل وهدم ونمو وإحساس وتناسل وما إلى ذلك على أنه ليس مادة واحدة ، بل يجب اعتباره مجموعة معقدة من المواد .

وقد أوضح التحليل الكيماوى أن بروتوبلازم الخلايا الناشطة يحتوى على ٨٠ — ٩٠ ٪ ماء (٣) ، والباقى وهو المادة الجافة بعضه مواد غير عضوية (٥ — ٧ ٪) والباقى مواد عضوية بعضها يقبل الذوبان فى الماء من سكريات وبروتينات وأميدات وأحماض أمينية ، والبعض الآخر لا يقبل الذوبان فى الماء

(١) Brownian movement

(٢) Protoplasmic streaming

(٣) لا يتجاوز الماء الموجود فى بروتوبلازم البنور الجافة عادة ١٠ ٪

كالدهون والبروتينات الغروية والسكريات عديدة القسكرو وغيرها من المركبات العضوية . وتتراوح قيمة الأس^١ الأيدروجيني^٢ لسيتوبلازم الخلايا النباتية عادة بين ٧.٠ و ٨.٠ .

ومما هو جدير بالملاحظة أنه لا أثر مطلقاً لظواهر الحياة في كل من هذه المركبات خارج الخلية ، ولو مزجت جميعها بنفس النسب التي توجد عليها في البروتوبلازم فإنها لا تكون مادة حية أبداً ، وهذا يدل دلالة واضحة على أن حيوية البروتوبلازم إنما تتوقف على التنسيق الداخلي الغامض لمجموعة مركباته الممقدة . وتعاني هذه المجموعة تغيرات مستمرة إلا أنها تكون منتظمة بحيث لا تخل بتنسيقها ، وتكون الخلية حية طالما بقي تنسيق هذه المجموعة البروتوبلازمية مستمراً . أما إذا هدم التنسيق الداخلي للبروتوبلازم - كما يحدث عند طحن الخلية طحناً تاماً أو عند معاملتها بمادة ضارة - فعندئذ تنعدم ظواهر الحياة ويموت البروتوبلازم ولا يبقى من خواصه غير الخواص الطبيعية والكيميائية المميزة لمركباته .

وتوجد في السيتوبلازم أجسام عديدة تعرف « بالبلاستيدات » ، وهي مركبات سيتوبلازمية تكون عادة مرا^٣ كز لأنواع خاصة من النشاط الفسيولوجي . وللبلاستيدات أشكال مختلفة في الطحالب ، أما في النباتات الراقية فإنها توجد على شكل حبيبات بيضاوية ممتلئة بالكوروفيل أو بعض المواد الملونة .

وتوجد داخل السيتوبلازم أيضاً بعض المنتجات الغذائية كالحبيبات النشوية وبروتينات متبلورة وبلمورات أخرى مختلفة .

ويفرز السيتوبلازم مركبات مختلفة تقوم بوظيفة العوامل المساعدة في التفاعلات التي تتم داخل الخلية تعرف « بالانزيمات » .

ويفرز السيتوبلازم أيضاً مركبات سيليلوزية وبكتينية مختلفة تتركب منها الجدر الخلوية المغلفة للخلايا النباتية .

ويحتوى السيتوبلازم على فجوات سائلية^٤ يماؤها محلول مائي لذائبات

كثيرة منها. بعض السكريات وأملاح معدنية وأحماض عضوية وأحماض أمينية وأميدات وشبه قلويات وجلالايكوسيدات وفلاثونات وأنثوسيانين . وتوجد في هذا المحلول أيضا بعض البروتينات والليبيدات وغيرها بحالة غروية .

وتعذر مشاهدة هذه الفجوات في سيتوبلازم الخلايا الناشئة الحديثة ، إلا أنه أثناء نمو تلك الخلايا تظهر في سيتوبلازمها فجوات دقيقة يتكاثر عددها ويكبر حجمها ويتصل بعضها ببعض طالما استمرت الخلية في النمو حتى تسكون في النهاية فجوة كبيرة واحدة تشغل الجزء المركزي من حيز الخلية وتدفع السيتوبلازم إلى وضع محيطي ، وبذلك يتحول سيتوبلازم الخلية من كتلة صماء إلى كيس يبطن الجدار الخلوي ويملؤه المحلول المائي المسمى « بالعصير الخلوي » (١) . وتتخلل هذه الفجوة العصارية عادة خيوط سيتوبلازمية دقيقة تتجه جميعها من منطقة النواة وتصل بينها وبين السيتوبلازم المحيطي .

وتسمى الخلية النباتية في هذا الطور من أطوار نموها « الخلية ذات الفجوة » أو « الخلية البالغة » (٢)

وبالرغم من أن الجدار الخلوي يبدو كأنه يفصل بروتوبلازم الخلية فصلا تاما عن بروتوبلازم ما جاورها من الخلايا ، إلا أن هناك اتصالا سيتوبلازميا من خلية لأخرى عن طريق ثقب دقيقة تخترق الجدار الخلوي وتمر خلالها خيوط سيتوبلازمية تعرف « بالبلازمودينما » .

أغشية الخلية

يبين في وضوح مما تقدم أن للخلية النباتية ذات الفجوة غشاهين :

(١) الجدار الخلوي

وهو غشاء يفرزه البروتوبلازم عقب الطور النهائي مباشرة لعملية الانقسام المعادي بحيث يفصل بين المادة الحية لكل من الخليتين الجديدتين .

وهذا الغشاء غير تابع للمادة الحية ، وإنما هو أثر من آثار نشاطها ، ويطلق عليه اسم « الغشاء غير الحي » .

(١) يراوح الأس الايدروجيني للعصير الخلوي بين ٥.٥ ، ٦.٥ .

(٢) Vacuolated or mature cell

ويتتركب هذا الغشاء الأولي المسمى « بالصفحة الوسطية » (١) من مركبات بكتينية غروية (٢) تكون عادة على صورة « بكتات كالسيوم » ، ويكون الغشاء رقيقا جدا عند بدء تكوينه . ثم يزداد سمكه تدريجيا أثناء كبر الخلية باضافة افرازات من سيتوبلازم كل من الخليتين الحديثتين على جانبي الصفحة الوسطية . والمادة الأساسية المكونة لهذه الافرازات الجديدة هي السيليلوز (٣) . ويكون السيليلوز متحدا مع كمية كبيرة من المواد البكتينية في جميع الأنسجة البرانشيمية . وقد يختلط السيليلوز أحيانا بمادة « اللجنين » (٤) كما هو الحال في معظم خلايا الأنسجة الخشبية وغيرها من الجدر المغلظة ، أو بمادة « الكيوتين » (٥) كما في جدر خلايا بشرة الأوراق والسوق والفواكه وغيرها من الأعضاء ، أو بمادة « السيبورين » (٦) كما في جدر الخلايا الفليفية .

وقد يكون التغلظ طائفا بحيث لا يجاوز الجدار سمكه الأصلي إلا قليلا ، أو يكون كبيرا بحيث يكاد الجدار يملا التجويف الخلوي ، فتند تصل كمية التغلظ في

(١) Middle lamella

(٢) Pectic substances وهي مواد كربوهيدراتية قاعدتها مركب حامضي يعرف بحامض البكتيك Pectic acid مكون من جزئ من الجالاكتور وآخر من الأرابينوز وأربع جزيئات من حامض الجالاكتورونيك . ولا تتأثر المركبات البكتينية بالمواد المستعملة في الكشف عن السيليلوز وإنما تعرف بقابليتها للذوبان في أكسالات النوشادر وباصطبائها بأحمر الروذينيم Ruthenium red

(٣) Cellulose وهو مركب كربوهيدراتي يتركب جزيئه من عدة جزيئات من الجلوكون ويمكن الكشف عن وجوده بمحلول كلوريد الزنك اليودي Chlor-zink iodine إذ أنه يصبغ السيليلوز باللون الأزرق ، أو بقابليته للذوبان في (كلوريد الزنك + حامض كلوردريك) أو في مذيبات أخرى .

(٤) Lignin — وتعطى الجدر الخلوية المائجنة لونا أصفر عند معامتها بكلوريد الأنيلين Aniline chloride ، ولونا أحمر مع فلوروجلويسينول Phloroglucinol و حامض الكلورودريك .

(٥) Cutin وهو خليط من مواد شبه شمعية ، ولا يذوب الكيوتين في مذيبات السيليلوز ولكن قد يذوب جزء منه في القلويات . ويصطبغ الكيوتين « بسودان ٣ » وبغيره من أصباغ الليويدات ، كما يعطى لونا بيا عند معامته بكلوريد زنك اليودي .

(٦) Suberin وهو خليط من مركبات متعددة بعضها من مكونات الكيوتين ، ولذلك فإن الخواص العامة لكل منهما متشابهة .

الجدار الخلوى لألياف السكتان مثلاً إلى ما يقرب من ٩٠ ٪ من مساحة المقطع المستعرض للخلية .

وفى كثير من الأحوال يكون تغليظ الجدار الخلوى غير منتظم ، فتوجد بين المناطق المغلظة مواضع يحتفظ فيها الجدار برقته تسمى « النقر » (١) وهى التى يسهل تبادل المواد من خلية إلى أخرى خلالها .

ومن بين المركبات الأخرى التى قد تدخل فى تكوين الجدر الخلوية بعض المواد الهمغمية والدهنية والبروتينات والثاينيات والمواد الملوثة ، وكذلك بعض الأملاح غير العضوية ، وكثيراً ما تشاهد بالمجهرات عنقودية من أكسالات الكالسيوم مدلاة من الجدر الخلوية .

(٢) الغشاء البروتوبلازمى

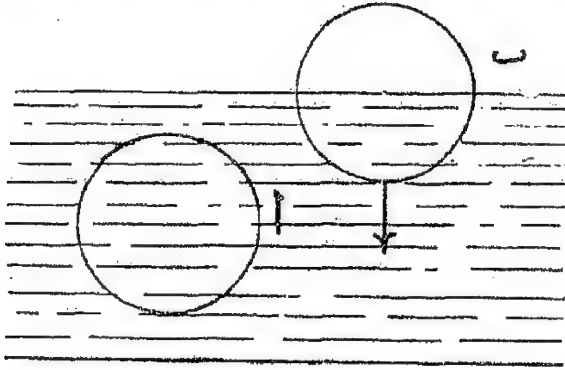
وهو طبقة السيتوبلازم عند اتخاذ الوضع المحيطى نتيجة لتكوين الفجوة العصارية بالخلية أثناء نموها ، إذ أنه عند نمو الخلية النباتية لا تزايد كمية البروتوبلازم بها زيادة متكافئة مع زيادة حجمها — كما هو الحال عند نمو الخلية الحيوانية — بل تدفعه الفجوة المركزية المنكونة إلى وضع محيطى كما قدمنا ، وقد يصل حجم الخلية النباتية إلى خمسينة ضعف حجمها الأصلي بينما لا تزيد كمية البروتوبلازم بها سوى زيادة طفيفة . وترق الطبقة السيتوبلازمية تدريجياً كلما كبرت الخلية ، أى كلما ازداد حجم عصيرها الخلوى ، إلى أن تصبح كغشاء رقيق لا بد أن تتسرب خلاله جميع المواد الداخلة للفجوة أو الخارجة منها .

يطلق على هذا الغشاء اسم « الغشاء البروتوبلازمى » أو « السيتوبلازمى » لأن السيتوبلازم هو المادة المنكونة له ، ويسمى أيضاً « الغشاء الحى » تمييزاً له عن الجدار الخلوى غير الحى .

والخواص الطبيعية لهذا الغشاء هى نفس خواص السيتوبلازم السابق ذكرها ، أى أنه فى حالة غروية وذوقوام سائلى .

وتختلف الخواص الطبيعية لمطعنى الغشاء السيتوبلازمى السائلى الملائق أحدهما

للجدار الخلوي والآخر للعصاره الخلوية عن الخواص الطبيعية للطبقة الوسطية التي بينهما مثلما يختلف سطح أى سائل من حيث خواصه الطبيعية عن بقية كتلة السائل



شكل (١)

أ — جزيء داخلي تحت تأثير قوى تجاذبية متعادلة .
ب — جزيء سطحي تحت تأثير قوى تجاذبية غير متعادلة تكون محصلتها ميل الجزيء للحركة في اتجاه السهم .

الغاية ، فجزئيات السائل الموجودة بداخله تكون محوطة من جميع جهاتها بجزئيات أخرى ، وبالرغم من أن هذه الجزئيات في حركة سريعة بفعل طاقتها الحركية ، فإن كل جزيء منها يكون جاذباً للجزئيات المجاورة ، ومعرضاً في نفس الوقت لجاذبيات (قوة تماسك) متكافئة في كل جانب من جوانبه (١ شكل ١)

أما جزئيات السائل المسكونة لطبقته السطحية فإنها تكون معرضة لجاذبيات جانبية وأخرى نحو الداخل فقط ، بحيث لا يوجد ما يعادلها نحو الخارج (ب شكل ١) ، ويترتب على ذلك شد الجزئيات السطحية وجذبها نحو الداخل ، أى يكون هناك ميل لتقليل عدد الجزئيات عند السطح ، فتتضاءل مساحته حتى تصل إلى أقل حد ممكن .

يقال لهذا الشد الذي يعاينه سطح السائل فيجعله ميالاً للتقاص والانكماش كما لو كان غشاء مرناً ممتطاً « التوتر السطحي » (١)

وهذا يفسر ميل قطرات السائل المتساقطة لأن تتخذ شكلاً كروياً (٢) لأن مسطح الكرة هو أصغر مساحة سطحية ممكنة لحجم معين من السائل ، كما يفسر تجمع نقط السائل عند تلامسها ، إذ تقل باندماجها مساحة سطحها الكلي عما لو بقيت منفصلة . وإذا تلامس سائلان لا يمتزجان فإن سطح الانفصال ، وهو ما يعبر عنه

Surface tension (١)

(٢) يتوقف حجم القطرات المتساقطة على قيمة التوتر السطحي للسائل ، ويمكن مقارنة التوتر السطحي للسوائل المختلفة بتقدير عدد القطرات المتشكلة من أحجام متساوية منها .

« بالسطح البيني » ، (١) ، يعانى توتراً يقال له « التوتر البيني » ، (٢) لأن الجزيئات السطحية لسكل من السائلين تكون واقعة تحت تأثير قوتين تجاذبيتين إحداهما من جزيئات نفس السائل الداخلية والأخرى من جزيئات السائل الآخر ، ويكون التوتر البيني لسطح الانفصال مساوياً للفرق بين هاتين القوتين ، وهو بلا شك أقل من التوتر السطحي للسائل ذى التوتر السطحي الأعلى ، لأن كلا من السائلين يجذب جزيئات السائل الآخر فيقل بذلك شد السائل لجزيئاته نحو الداخل عند السطح البيني .

وعندما يكون التوتر البيني لسائلين مساوياً صفراً أو سلبياً فإن السائلين يمتزجان امتزاجاً تاماً .

ويطلق « التوتر السطحي » على حالة التوتر التى يعانىها سطح سائل ما ملامس لطور غازى أو بخارى ، أى أن التوتر السطحي هو أحد أنواع التوتر البيني .

وتؤثر المواد الذائبة فى أى سائل على قيمة توتر سطحه الذى يفصله عن أى طور آخر سواء كان سائلاً (لا يمتزج به) أو غازياً . ويمكن القول بأن أغلب المركبات العضوية ، وبخاصة ذات السلاسل السكر بونية الطويلة ، من شأنها أن تخفض التوتر السطحي للماء عند اذابتها فيه لأن التجاذب بين جزيئات هذه المواد وجزيئات الماء أقل من التجاذب بين جزيئات الماء بعضها مع بعض ، ويترتب على ذلك أن تحل جزيئات مثل هذه المواد محل جزيئات الماء فى الطبقة السطحية أو السطوح البينية (٣) ويصبح تركيز الذائبات فيها أكبر من تركيزها فى بقية كتلة السائل . وتسمى هذه الظاهرة وهى تجمع المواد الذائبة الخافضة للتوتر عند السطح البيني لطورين لا يمتزجان كالزيت والماء أو الماء والهواء « التجمع السطحي الموجب » (٤) .

Interface (١)

Interfacial tension (٢)

(٣) إذا أضيفت كمية من الفحم الحيوانى إلى سائل ملون كحلول أزرق المشيلين الخفف فإنه يلاحظ اختفاء لون المحلول . وتعليل ذلك أن جذب الكربون لجزيئات أزرق المشيلين أعظم من جذب الماء لها ، ولذلك يكون تراكم جزيئات الذائب أعظم عند السطوح البينية (التجمع السطحي البيني — Interfacial adsorption) .

Positive adsorption (٤)

غير أن القليل من المركبات العضوية ، كسكر القصب مثلاً ، تعمل على زيادة التوتر السطحي للماء زيادة طفيفة .

ويطلق على هذا النوع من التجمع السطحي الذي يتوقف أساسياً على قوى التماسك والتلاصق بين الجزيئات اسم « التجمع السطحي الميكانيكي » (١) يتميز له عن أنواع أخرى من هذه الظاهرة أهمها « التجمع السطحي الكهربائي » (٢) ، فلو غمس الطرف السفلي لشريحة من ورق الترشيح السيليلوزي في محلول الايوسين فإنه يلاحظ ارتفاع الايوسين خلال ورقة الترشيح بنفس المعدل تقريباً الذي يرتفع به الماء بالخاصية الشعرية . بينما إذا غمس شريحة أخرى بنفس الطريقة في محلول أزرق الميثاين فإن الماء يرتفع خلال ورقة الترشيح بنفس معدل ارتفاعه من محلول الايوسين ، أما الصبغة فإنها ترتفع ارتفاعاً ضئيلاً . ويرجع السبب الرئيسي في اختلاف هاتين الصبغتين إلى الشحنة الكهربائية التي تحملها أيوناتهما الملونة ، فأيونات الايوسين سالبة الشحنة ، أما أيونات أزرق الميثاين فموجبة ، ويكتسب السيليلوز شحنة سالبة عند غمره في الماء ، ولذلك فإن أيونات الايوسين المتنافرة مع سطح الخيوط السيليلوزية تنساق نحو مركز الأعمدة المائية الشعرية وتتحرك إلى أعلى ورقة الترشيح بنفس معدل حركة الماء خلالها تقريباً . أما في الحالة الأخرى فبمجرد أن تلامس دقائق أزرق الميثاين الموجبة الشحنة مع السطح السيليلوزي السالب الشحنة فإن هذه الدقائق تلتصق بالسطح بفعل قوى التجاذب الكهربائي ، أي أنها تتجمع تجمعاً سطحياً كهربائياً . ولذلك فإن ارتفاع أزرق الميثاين يكون بطيئاً جداً نسبياً ، بينما يرتفع الماء بنفس معدل ارتفاعه تقريباً من محلول الايوسين .

وأغاب الأملاح غير العضوية تعمل على زيادة التوتر السطحي للماء عند إذابتها فيه (مثل كلوريد الصوديوم أو الكالسيوم أو الماغنسيوم أو كبريتات الصوديوم) لأن جزيئات هذه المواد تجذب جزيئات الماء بشدة أكبر من جذب جزيئات الماء بعضها بعضاً (إلا أن هذه الزيادة لا تكون كبيرة أبداً) ، ويترتب

Mechanical adsorption (١)

Electrical adsorption (٢)

على ذلك أن يكون تركيزها في كتلة السائل أعظم منه في الطبقة السطحية ، ويقال لهذه الظاهرة « التجمع السطحي السالب » (١) .

نستخلص مما تقدم أنه نتيجة لظاهرتي التوتر السطحي والتجمع السطحي يختلف سطح أى سائل عن كتلته العامة (١) من حيث سلوكه كغشاء مرن ممتط (٢) ومن حيث قوامه إن كان بالسائل ذاتيات ، إذ يختلف توزيعها وتركيزها عند طبقتها السطحية عن توزيعها وتركيزها في بقية كتلتها اختلافا قد يغير قوام الطبقة السطحية للسائل فيجعلها — في بعض حالات التجمع السطحي الموجب — ذات قوام أقرب إلى الصلابة منه إلى السيولة (٢) .

ونظرا لأن الغشاء السيتوبلازمي السائل يتصل اتصالا مباشرا بطورين لا يمتزجان به ، وهما الماء المشبع للجدار الخلوي من الخارج والعصير الخلوي من الداخل ، ويفصله عن كل منهما سطح يبنى ، فإن هذين السطحين يختلفان في كثير من خواصهما الطبيعية الكيميائية عن طبقة السيتوبلازم الوسطية ، فهما أكثر مرونة وأقل سيولة منها ، ويتميزان عند الفحص المجهرى الدقيق بشدة صفائهما بالنسبة للكتلة الوسطية المحيطة المعتمدة .

ويطلق على السطح الخارجى للسيتوبلازم « الغشاء البلازمى الخارجى » أو « إكتوبلاست » (٣) ، ويطلق على الآخر « الغشاء البلازمى الداخلى » أو « تونوبلاست » (٤) . أما الطبقة الوسطية فتسمى « إندوبلازم » أو « ميزوبلازم » (٥) .

ويتكون الغشاءان البلازميان نتيجة لتجمع البروتينات وأشباه الدهنيات وغيرها من مركبات المادة البروتوبلازمية والأطوار المتصلة بها (الماء الجدارى والعصير

(١) Negative adsorption

(٢) إذا حضر خليط من زلال البيض فى الماء تكونت فوق سطحه طبقة غشائية رقيقة . ويعزى تكوين هذا الغشاء إلى أن زلال البيض من شأنه أن يخفض التوتر السطحي للماء الملامس للهواء فتميل جزيئات الزلال إلى الهجرة نحو سطح الخليط فيزداد تركيز الزلال تدريجيا فى الطبقات السطحية إلى حد تحوله إلى طبقة غشائية متصلة .

(٣) External plasma membrane or ectoplast

(٤) Internal " " or tonoplast

(٥) Endoplasm or mesoplasm

الخلوى) التى من شأنها أن تخفض التوتر البينى تجمعها سطحياً عند سطحى الانفصال الخارجى والداخلى ، أى أن تلك الأغشية ليست متجانسة التركيب ، بل تتألف من مواد متباينة متماسكة تشبه فى تماسكها ونظام تراصها ما يسمى « بالمزايكو » .

ومن الواضح أن هذه الأغشية ليست ذات تركيب ثابت بل يتغير تركيبها بتغير تركيب البروتوبلازم نفسه أو الأطوار المتصلة به . كما أنه لا يمكن وضع حد فاصل بين ما يسمى الغشاء البلازمى والكتلة السيتوبلازمية ، لأن السطح البينى يتدرج أحياناً تدرجاً حاداً ، وأحياناً أخرى تدرجاً بطيئاً نحو طورى الانفصال ، ويتوقف ذلك على العوامل الملازمة من جهة ، وعلى تركيب كل من الكتلة السيتوبلازمية والوسط المتصل بها من جهة أخرى .

وحيث أن تركيب المحاليل العصارية يختلف عادة عن تركيب المحاليل المبيلة للجدر الخلوية والمتصلة اتصالاً مباشراً بالسيتوبلازم ، فمن المتوقع إذن أن يغير الغشاء البلازمى الخارجى من حيث تركيبه وخواصه الغشاء البلازمى الداخلى ، ويؤيد ذلك ما وجدته أوسترهاوت (١) من أن أيونات الماغنيسيوم غير موجودة إطلاقاً بالعصارة الخلوية للطحلب البحرى ، فالونيا (٢) ، واستدل من ذلك على عدم نفاذية الغشاء البلازمى الداخلى لأيونات الماغنيسيوم . أما الغشاء البلازمى الخارجى فلا بد أن يكون منفذا لهذه الأيونات وإلا ما كان يتم تكوين المادة الكلورفيلية - التى تدخل عنصر الماغنيسيوم فى تركيبها - بخلايا هذا الطحلب .

Osterhout (١)

Valonia (٢)

النفاذية^(١)

١ — نفاذية الجدار الخلوى

يدخل فى تركيب الجدار الخلوى كثير من المركبات الغروية المتصلبة كالمواد البكتينية وغيرها ، وهذه المركبات خاصية امتصاص الماء واستخلاصه وهى الظاهرة المسماة « بالتشرب » (٢) ، مما يجعل الجدار الخلوى تمتص الماء وتسمح بنفاذه خلال مسامها ، إلا أن معدل النفاذ يتوقف كثيراً على تركيبها الشكىاوى . فالجدار الخلوى المكون من مركبات سيليلوزية وبكتينية يحتة تنفذ الماء بدرجة كبيرة ، وكذلك الشأن فى الجدار الخلوى الذى يدخل اللجنين فى تكوينها ، إذ أن وجود هذه المادة لا يكاد يؤثر فى نفاذية الجدار الخلوى .

أما الجدار الخلوى الذى يدخل الكيتين أو السيوبرين بنسبة محسوسة فى تركيبها فإنها تكاد تكون عديمة النفاذية للماء ، أو تعوق نفاذه بدرجة كبيرة .

أما المواد الذائبة فى الماء فإن جزئياتها - إذا استثنينا القليل من هذه المواد - تنفذ بسهولة تامة خلال الجدار الخلوى المنفذ للماء .

Permeability (١)

(٢) Imbibition — تمتص المواد الغروية المتصلبة (كالجلاتين) أو الأعضاء النباتية المحتوية عليها كميات كبيرة من الماء وتنتفخ نتيجة لذلك ، ويرجع تجمع ماء التشرب تجمعاً سطحياً حول دقائق المادة المتشربة . وتولد من الزيادة فى حجم المواد أو الأعضاء المنتفخة ضغوط تشريعية عالية ، فلو وضعت كمية من الماء مع بعض البذور (البسلة مثلاً) داخل اسطوانة معدنية بحيث يعاى البذور ضاغط يحمل ثقلاً ، فإنه يلاحظ أن البذور المنتفخة تستطيع أن ترفع الضاغط إذا التقل نتيجة لتشربها الماء . ويلاحظ أيضاً أن عملية التشرب تكون مصحوبة بانبعاث طاقة حرارية كبيرة ، ومصدر هذه الطاقة هو فقد جزئيات الماء المتجمعة لجزء كبير من طاقتها الحركية ، وانتقال هذا الجزء من الطاقة إلى جزئيات أخرى فى الوسط ، فتؤدى زيادة الطاقة الحركية للأخيرة إلى رفع درجة حرارة الوسط . أى أن جزء الطاقة الحركية المفقود يعود فيظهر فى صورة طاقة حرارية . ويمكن استغلال هذه الطاقة والضاغط المتولدة فى بعض النواحي العملية كتجطيم الصخور الغائية عن طريق وضع أسافين خشبية داخل شقوقها ثم صب الماء فوق هذه الأسافين .

٢ - نفاذية الغشاء البروتوبلازمي

يمتص الغشاء البروتوبلازمي الماء بنسبة كبيرة وينفذه بسهولة تامة ، إلا أن هذه النفاذية تكون تحت ظروف خاصة أكثر منها تحت ظروف أخرى .

أما الذائبات ، فبينما نجد أن الغشاء البروتوبلازمي يسمح بنفاذ جزيئات بعضها بسهولة تامة ، نجد أنه يهوى إلى حد محسوس أو يمنع إطلاقاً نفاذ جزيئات بعضها الآخر .

وتختلف طبيعة المواد التي ينفذها الغشاء البروتوبلازمي اختلافاً كبيراً من الوجهة الكيميائية ، فمنها أملاح غير عضوية ، ومواد كربوايدراتيه كـ بعض السكريات ، وكحولات كالجلسرين والسكرول الاثيل ، ومركبات أزوتية مختلفة كالليوريا وبعض الأميدات والأحماض الأمينية ، وكذلك بعض الأصباغ . ومن بين هذه المواد ما يقبل الذوبان في الماء ومنها ما لا يقبل الذوبان فيه . وحيث أن الغشاء البلازمي - وهو جزء البروتوبلازم المحدد فعلاً لنفاذ المادة أو عدم نفاذها - إنما يتألف من أطوار متباينة ، كما قدمنا ، فمن المحتمل أن تسمح أطواره التي من شأنها أن تمتص الماء - كالأجزاء البروتينية - بنفاذ الذائبات المائية ، بينما تمتص أطواره اللامائية - كالأجزاء الدهنية - مذيبات هذه الأطوار والمركبات التي تذوب فيها .

ولا يسمح الغشاء البروتوبلازمي بنفاذ معظم الذائبات الموجودة بالفتحة البصارية - أو ينفذ بعضها بمعدل بطيء جداً - طالما كان البروتوبلازم حياً وفي حالة طبيعية . أما في حالة موت البروتوبلازم فإن الغشاء يفقد سيطرته على محتويات الفتحة الخلوية وتنهار نفاذيته ، ومن ثم تنتشر جميع الذائبات الخلوية إلى الخارج (١) .

ويعزى فساد النفاذية وإطلاقها إلى حدوث تغييرات في الحالة الطبيعية لغرويات المادة البروتوبلازمية فتتخفف درجة انتشارها في الجزء السائل من السيتوبلازم ، وتتحد دقائقها مكونة مجموعات مادية غير منتظمة تتخللها تمرات

(١) تتوقف عملية طبخ الأغذية إلى حد كبير على خاصية الخلايا المقتولة التي تسمح بتسرب المواد الموجودة بداخلها ، وهذا ينطبق بنوع خاص على الفواكه والخضراوات فإنها تكون عسرة المضم قبل تمام نضجها ، لأن عدداً كبيراً من خلاياها التي تفلت من التمزق عند المضغ تمر في القناة الهضمية دون أن تتسرب منها محتوياتها من المواد الغذائية .

تسمح بمرور الماء والذائبات بسهولة ، وتسمى هذه الظاهرة « التجمع أو التكتل » (١) .

ويمكن إحداث تكتل البروتوبلازم بوسائل مختلفة ، كدرجة الحرارة المرتفعة ، والسموم ، وأملاح المعادن الثقيلة ، والأحماض والقلويات ، كما يحدث أيضاً باستخلاص الماء استخلاصاً بالغاً ، غير أن هناك بعضاً من نباتات معرة البذور كـ بعض الحزازيات والسرخسيات ، وكذلك بعض الأعضاء النباتية كالبدور ، تتحمل أنسجتها الجفاف دون أن تفقد حيويتها .

وتتوقف نفاذية الغشاء البروتوبلازمي للماء وكذلك للذائبات إلى حد كبير على بعض العوامل الملائسة ، نلخص أهمها فيما يلي :

(١) الضوء

تزداد نفاذية الغشاء البروتوبلازمي للماء وكذلك لأيونات أو جزيئات المواد الذائبة فيه في الضوء وتنقص في الظلام .

فقد لاحظ « ليبشكن » (٢) (١٩٠٨) أن نفاذية بروتوبلازم خلايا قواعد (وسائد) (٣) أوراق البقوليات تزيد عند تعرضها للضوء وتنقص في الظلام ، وأن زيادة النفاذية تنتج نقصاً في حجم الخلايا ، بينما يسبب انخفاض النفاذية ضغطاً امتلائياً زائداً بها وزيادة في حجمها . ولاحظ أيضاً (١٩٣٠) أن معدل تراكم إحدى الصبغات في العصير الخلوي لأوراق الإلوديا ينخفض انخفاضاً تدريجياً كلما نقصت كمية الطاقة الضوئية

وأوضح « تريندلي » (٤) (١٩٠٩ — ١٩١٨) أن معدل نفاذ أيونات ملح الطعام خلال الغشاء البروتوبلازمي لخلايا أوراق بعض النباتات ، كالصنصاف والتيليا (٥) يزيد في جو مشمس عنه في جو غائم ، وأنه إذا حفظت الأوراق في نفس الدرجة الحرارية فإن معدل تسرب كلوريد الصود يوم إلى داخل الخلية يزيد بزيادة الضوء حتى قوة اضائة قصوى ، تختلف قيمتها باختلاف نوع النبات .

Lepeschkin (٢)

Coagulation (١)

Tröndle (٤)

Pulvini (٣)

Salix babylonica & Tilia europaea (٥)

وأثبت « هوغلاند و دافيس » ^(١) (١٩٢٣) أن كمية الذائبات المائية التي يمتصها الطحلب « نايتيلا » ^(٢) من الوسط المائي الذي يعيش فيه تزيد زيادة واضحة في الضوء عنها في الظلام ، واعتبرا الضوء ، في هذه الحالة ، ذا أهمية أساسية كمصدر للطاقة في عملية الانتعاش .

وأبان « هندرسون » ^(٣) (١٩٢٦) أن معدل فقد الماء من خلايا النسيج الميزوفيللي لأوراق بعض النباتات المنزوعة بشرتها - لتفادى تحكم الثغور في اتصال الجو الداخلي للورقة بالجو الخارجي المحيط بها - يزيد في الضوء عنه في الظلام ، مع ملاحظة أن هذا التأثير لا يرجع لفعل الأشعاعات الحرارية التي تصحب الحزمة الضوئية ، لأنه أمكن حجها عن الوصول إلى النسيج بواسطة ستار مائي .

وتؤثر أشعاعات الطيف المختلفة ذوات قوى الأضواء المتساوية تأثيراً مختلفاً على نفاذية الغشاء البروتوبلازمي ، فالضوء الأزرق البنفسجي الذي يبلغ طول موجته من ٣٢٠ — ٤٢٠ ميكرومكرون ^(٤) ، هو أشد الأضواء أثراً في زيادة النفاذية ، بينما الضوء الأحمر هو أقام .

(٢) درجة الحرارة

تتأثر نفاذية الغشاء البروتوبلازمي للماء بتغير درجات الحرارة المناسبة ، فتزداد النفاذية بارتفاعها ، وتنقص بانخفاضها .

وترجع هذه الزيادة في النفاذية إلى زيادة الطاقة الحركية للجزيئات المائية المنتشرة من جهة ، وإلى تغير خواص البروتوبلازم من جهة أخرى . ففي الدورات الحرارية المرتفعة تنقص خثورة ^(٥) البروتوبلازم وبذلك يسهل نفاذ الماء خلاله ، والعكس صحيح عند انخفاض درجة الحرارة .

ويزداد أيضا معدل نفاذ المواد الذائبة في الماء خلال الغشاء البروتوبلازمي كلما

Hoagland & Davis (١) Nitella (٢)

Henderson (٣)

(٤) الميكرون (μ) يساوي $\frac{1}{1000}$ من المليمتر . والمليبيكرون ($m \mu$) يساوي $\frac{1}{1000000}$ من الميكرون .

(٥) Viscosity — خثورة السائل هي مقاومته لأن يسيل .

ارتفعت درجة الحرارة ، في مجال حرارى مناسب ، يثبت بعد تجاوزه معدل نفاذ الذائبات ، أو يتغير (زيادة أو خفضاً) تغيراً طفيفاً ، ويختلف مدى هذا المجال المناسب باختلاف نوع النباتات المختبرة أنسجتها ، وباختلاف طبيعة المواد الذائبة . على أنه إذا جاوزت درجات الحرارة حداً معيناً ، تتأثر عند بلوغه حيوية الخلايا النباتية ، فإن معدل نفاذ الماء وكذلك الذائبات يزداد فجأة زيادة كبيرة ، وتكون الزيادة في هذه الحالة غير عكسية ، أى لا تعود النفاذية للحالة الطبيعية إذا ما خفضت درجة الحرارة . وتسمى هذه الدرجة التى يملك عند بلوغها بروتوبلازم الخلايا الحية وتصبح نفاذيته مطلقة ، الدرجة الحرارية المميتة ، ^(١) وهى تقع عادة بين ٤٠° ، ٦٠° م .

ويمكن مشاهدة هذا التأثير بوضوح بتسخين أقراص من جذر البنجر الغض الختوية خلاياه على صبغة « الانثوسيانين » ^(٢) الحمراء فى أنبوبة اختبار بها ماء ، إذ بمجرد تجاوز درجة ٤٠° م . تقريباً تنتشر الصبغة الحمراء الذائبة فى العصير الخلوى والذى لا يسمح الغشاء البروتوبلازمى الحى بنفاذها ، انتشاراً سريعاً إلى الخارج ، كما يتبين من اصطباغ الماء باللون الأحمر .

ويرجع إطلاق نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تحت تأثير الدرجات الحرارية المرتفعة إلى تجمع غرويات المادة البروتوبلازمية تجتمعاً غير عكسى ، كما قدمنا . وللدرجات الحرارية المنخفضة ، التى تسبب تكوين الثلج بالأنسجة النباتية . مثل ما للدرجات الحرارية المرتفعة من تأثير فى نفاذية الغشاء البروتوبلازمى ، أى أنها تسبب زيادتها زيادة كبيرة غير عكسية . فإذا وضعت أقراص من جذر البنجر فى مخلوط مبرد من الثلج والملح ، ثم نقلت بعد ساعات قليلة إلى وسط مائى درجة حرارته عادية ، فإنه يلاحظ انسياب العصارة الخلوية الحمراء إلى الخارج .

وقد كان يعزى انسياب عصير الخلايا النباتية المبردة إلى أن الماء المتجمد يسبب ، عند تمدده ، تمزيق الجدر الخلوية . إلا أن الفحص المجهرى الدقيق أثبت خطأ هذه النظرية ، لأنه لوحظ بقاء الجدر الخلوية سليمة بعد قتل الخلايا بالتبريد . وإنما يعزى موت تلك الخلايا المبردة إلى حدوث تغيرات فى طبيعة الغشاء البروتوبلازمى ،

أساسها تجمع جزيئاته . وهذا التجمع هو نتيجة تكوين الثلج في المسافات البينية ، واستخلاص الماء من الخلايا ، فيزيد تركيز العصير الخلوي كثيراً ، بينما يفقد البروتوبلازم ماءه تدريجياً ، فتتجمع أطواره الغروية تجمعاً غير عكسي بحيث لا تعود لحالتها الطبيعية بعد الذوبان . أى أن السبب في موت الخلايا ليس هو تأثير البروتوبلازم المباشر بالبرودة ، وإنما هو زيادة تركيز العصير الخلوي وكذلك جفاف البروتوبلازم نتيجة لتجمد الماء .

(٣) الأس الأيدروجيني

تحمل دقائق الأطوار المادية المتعلقة بالسيئوبلازم والمكونة للأغشية البلازمية شحنات كهربائية تجعلها متنافرة ، وبذلك تظل هذه الدقائق معلقة في الوسط السائلي المنتشرة به ، أى أن ثبات المادة السيئوبلازمية إنما يعزى إلى وجود هذه الشحنات على دقائقها . لذلك تتأثر نفاذية الغشاء البروتوبلازمي تأثيراً واضحاً بتغير تركيز الأيون الأيدروجيني في العصارة الخلوية أو في المحلول المبلل للجدار الخلوي ، لأن هذا التغيير يؤثر في الحالة الطبيعية للأطوار المادية (كالبروتينات) في الأغشية البلازمية عن طريق تعادل شحنات دقائقها الكهربائية تعادلاً - كلياً أو جزئياً - يؤدي إلى ميل تلك الدقائق للتجمع والتكثف ، فتزداد تبعاً لذلك نفاذية الغشاء البروتوبلازمي . وتكون الزيادة عكسية إذا لم تتغير قيمة الأس الأيدروجيني للأوساط المتصلة بالبروتوبلازم تغيراً كبيراً ، وإلا فإن النفاذية تزداد زيادة كبيرة غير عكسية وتؤثر تأثيراً ضاراً بحيوية البروتوبلازم .

فمثلاً تناسب العصارة الخلوية الحمراء من أقراص جذر البنجر عند وضعها في محلول « باس أساسي » من حامض الكلوردريك أو من الصودا السكاوية (١) .

كذلك قد تتغير نفاذية الغشاء البروتوبلازمي إذا ما تغير تركيز الأيون الأيدروجيني بالعصير الخلوي نتيجة لما يحدث داخل الخلية نفسها من عمليات التحول الغذائي . ففي عملية البناء الضوئي (التمثيل السكري) يتحول حامض

(١) تفقد صبغة الأنثوسيانين لونها في المحاليل القلوية ، فلا يصطبغ الوسط الخارجي باللون الأحمر ، وإنما يتلون باللون الأصفر نتيجة لتسرب جزيئات المركبات الفلافونوية الذائبة في العصير الخلوي ، والتي لا ينفذها الغشاء البروتوبلازمي في الحالة الطبيعية عند غمس الأقراص في الماء النقي .
(٢)

الكربونيك إلى مادة متعادلة، بينما يتسكون هذا الحامض ، وربما مواد حمضية أخرى ، أثناء عملية التنفس .

(٤) المركبات السامة

تؤثر المخدرات (١) كالكلوروفورم والايثير والألدهيدات وكذلك البنزين والكحولات وبعض الزيوت الطيارة وغيرها في نفاذية الغشاء البروتوبلازمي . ويتوقف مدى هذا التأثير على درجة تركيزها ، فإن وجدت في بيئة الخلية النباتية بتركيزات ضئيلة فإنها تقلل عادة من نفاذية الأغشية البروتوبلازمية ، ويكون تأثيرها في هذه الحالة عكسيا ، أى تعود النفاذية للحالة الطبيعية متى استبعدت تلك المركبات من بيئة الخلية .

أما إذا وجدت تلك المركبات بتركيزات أعلى نسبيا ، فإن خفض النفاذية يكون وقتياً فقط ، ومتبوعا بزيادة عاجلة في النفاذية قد تطرد حتى تؤدي إلى موت الخلية ، ويتوقف ذلك على درجة تركيز المادة ومدى تعرض الخلية له . والتأثير الحفصى الابتدائى للمركبات السامة على النفاذية يكون عكسياً ، أما التأثير الازديادى الثانوى فيكون عادة غير عكسى .

ومن التجارب العملية التى توضح تأثير مثل هذه المواد ما وجدته أوسترهاوت (١٩١٣) من أن نفاذية خلايا الطحلب البحرى «لاميناريا» (٢) قد انخفضت عند وضعها فى محلول أثيرى تركيزه ١ ٪ ، بينما قد ازدادت نفاذية تلك الخلايا ، بعد انخفاض مبدئى ، عند وضعها فى محلول أثيرى تركيزه ٣ ٪ ، وأعقب ذلك موت هذه الخلايا .

ويلاحظ كذلك انسياب العصارة الحمراء من أنسجة جذر البنجر إذا ما عرضت لبخار الاثير أو الكلوروفورم .

وقد يحدث أن تتراكم بعض منتجات التحول الغذائى السامة داخل الخلايا النباتية المسنة تراكما يسبب زيادة النفاذية وزيادة مطلقة تضر بحيوية الخلايا وتقضى إلى موتها ، وأهل ما يتطرق من فساد إلى أنسجة بعض الفواكه المخزنة كالتمفاح

والكثرى ، إنما يرجع إلى تجمع الاستالدهيد وغيره من منتجات التحول الغذائى الضارة فى أنسجة تلك الفواكه .

وقد يفسر تأثير المركبات السامة فى نفاذية الغشاء البروتوبلازمى بأن مثل هذه المواد - إلى جانب فعلها كمذيبات لبعض أطوار السيتوبلازم - تعمل على خفض التوتر الينى بين السيتوبلازم والمحلول المنغمسة فيه الخلية ، وقد يؤدى ذلك إلى إحداث تغييرات فى الأغشية البلازمية يكون من طبيعتها أن تؤثر فى خواصها الفسيولوجية .

هـ - الذائبات

تتأثر نفاذية الغشاء البروتوبلازمى بالتركيب الأيونى للمحاليل التى قد تحيط بالخلية النباتية ، إذ أن الأيونات - بالإضافة إلى احتمال تأثيرها على قيمة شحنات دقائق الأطوار البروتوبلازمية - قد تؤثر على علاقة هذه الأطوار ببعضها مع بعض تأثيراً يؤدى إلى تغيير بعض خواص الأغشية البلازمية . فمن الملاحظ أنه قد يكون لأملاح الصوديوم (أو البوتاسيوم) تأثير على بعض أنواع المحاليل الغروية (المشابهة لمعدن السيتوبلازم الغروى) يغير تأثير أملاح الكالسيوم على نفس هذه المحاليل ، فلو خاط الزيت مع الماء وأحد أملاح الصوديوم ، فإنه يتكون مستحلب ثابت « للزيت فى الماء » . بينما يتكون مستحلب ثابت (للماء فى الزيت) إذا استبدل بملح الصوديوم أحد أملاح الكالسيوم .

أما أن مثل هذه الانعكاسات فى الأطوار (١) تحدث على وجه فعال فى الأغشية البلازمية إذا ما تبدل الاتزان بين الأيونات الأحادية والثنائية الذرية فى بيئة الخلية النباتية فأمر لا يوجد أى دليل مباشر عليه ، وإن ذهب بعض العلماء إلى القول باحتمال حدوثه .

وقد دلت التجارب التى أجريت على أنسجة الطحلب البحرى « لا ميناريا » (أو سترهاوت - ١٩٢٢) لتقدير نفاذيتها بطريقة التوصيل الكهربائى (١)

Phase-reversals (١)

(٢) تقدر النفاذية بقياس التوصيل الكهربائى لأسطوانات أو أقراص متراصة من النسيج النباتى . وكلما كان التوصيل الكهربائى أعظم ، كانت النفاذية أكبر . وحيث أن توصيل النسيج إنما يرجع إلى حركة الأيونات خلاله ، فإن هذه الطريقة تقاس بها النفاذية بالنسبة للذائبات الكهربائية (electrolytes) فقط .

تحت تأثير محاليل أيونية مختلفة ، على أنه إذا أحيطت الخلايا بمحلول يحتوى على كاتيونات (١) أحد العناصر أحادية الذرية (الليثيوم - الصوديوم - البوتاسيوم - الأمونيوم - السيزيوم - الروبيديوم) فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تزداد تدريجياً بنقص الضغط - فيما يظهر - عن الأنيون (٢) المتخذ بها ، وقد تفضى هذه الزيادة إلى موت الخلايا إذا استطالت مدة بقائها في المحلول .

أما إذا أحيطت الخلايا بمحلول يحتوى على كاتيونات أحد العناصر ثنائية أو ثلاثية الذرية (الكالسيوم - الباريوم - السترانسيوم - الماغنسيوم - الحديدوز - اللانثانم - الحديدك - الألومنيوم) فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تنخفض انخفاضاً مبهتاً يكون متبوعاً بزيادتها . ويتحقق حدوث الانخفاض الابتدائى فى النفاذية عند ما تكون الكاتيونات متحدة بأنيونات أحادية الذرية . أما عند اتحادها بأنيونات ذوات ذرية أعلى فقد يتضاعف هذا الأثر الابتدائى أو يتلاشى نهائياً . وقد تفضى الزيادة فى النفاذية أيضاً إلى موت الخلايا إذا طال مكثها في المحلول .

كما دل البحث الذى أجرى لاختبار تأثير عدد من الأملاح - التى يدخل فى تركيبها كاتيون مشترك وأنيونات مختلفة - فى نفاذية أنسجة نفس الطحلب وبالطريقة ذاتها ، على أن هذه الأملاح جميعها تسبب زيادة النفاذية ، وأن تأثير الأنيونات المعيدة الذرية أوضح من تأثير الأنيونات الأحادية الذرية .

على أنه إذا أحيطت أى خلية نباتية بمحلول يحتوى على خليط من كاتيونات عنصرين أو عدة عناصر مختلفة الذرية ، فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى لا تنكاد تغييراً تغيراً محسوساً تحت هذه الظروف . فإذا غمست بعض أفراس جذر البنجر الغض فى محلول ناقص الأزموزية (٣) من كلوريد الصوديوم النقى ، فإن الصبغة الحمراء تنتشر تدريجياً إلى المحلول الخارجى ، مما يدل على أن كاتيونات عنصر الصوديوم قد سببت زيادة النفاذية . أما إذا أضيف لمحلول كلوريد الصوديوم ، قبل وضع الأقراص فيه ، كمية قليلة من كلوريد الكالسيوم ، فإن انتشار الصبغة الحمراء

Anion (٢)

Cations (١)

(٣) المحلول الناقص الأزموزية هو المحلول الذى يقل ضغطه الأزموزى عن الضغط الأزموزى لعصير الخلية .

إلى الخارج يحدث بدرجة أقل . يتضح إذن أن وجود كاتيونات الكالسيوم قد أبطل بطريقة ما الأثر العادى لكاتيونات الصوديوم فى النفاذية . ويقال لمثل هذا التأثير لإحدى الأيونات على غيرها « التضاد » (١) .

ومنذ أكثر من ربع قرن أوضح أو سترهاوت هذه الظاهرة بين أملاح المعادن الأحادية والثنائية الذرية عن طريق تقدير درجة التوصيل الكهربائى لانسجة «اللامينارى» فى محاليل ملحية مختلفة . فى ماء البحر كانت درجة التوصيل منخفضة ، ولكنها ازدادت زيادة بالغة بعد نقل الطحالب إلى محلول من كلوريد الصوديوم النقى سوى الأزموزية بالنسبة لماء البحر ، أى أن نفاذية الخلايا للأيونات قد زادت كثيراً . وازدادت كذلك درجة التوصيل الكهربائى عند نقل الطحالب إلى محلول سوى الأزموزية من كلوريد الكالسيوم ، ولكن بعد انخفاض مبدئى . أما عند نقل الطحالب من ماء البحر إلى محلول سوى الأزموزية لمخلوط من كلوريد الصوديوم وقليل من كلوريد الكالسيوم ، فإن درجة التوصيل لم تتغير تغيراً محسوساً .

وتتوقف درجة التضاد بين كاتيونات العناصر على الفرق بين ذريتها ، فهذه الظاهرة تكون أكثر وضوحاً بين العناصر أحادية وثلاثية الذرية منها بين العناصر أحادية الذرية وتنائيتها .

والخلاصة أنه يلزم أن يكون هناك اتزان مناسب بين الأيونات المختلفة (الأنيونات وكذلك الكاتيونات) الذائبة فى المحاليل المحيطة بالخلايا النباتية لكي تحتفظ هذه بالنفاذية الطبيعية المنخفضة نسبياً . ويطلق على مثل هذه المحاليل المحتموية على خليط من العناصر التى يضاد بعضها بعضاً « المحاليل المتزنة » (٢) . ومن أمثلة المحاليل المتزنة الطبيعية ماء التربة وماء البحر .

الانتشار

هو حركة جزيئات المادة بفعل طاقتها الحركية محاولة أن تتوزع توزيعاً منتظماً في الحيز الذى تشغله ، بحيث يصبح عدد الجزيئات بوحدة الحجم ثابتاً في جميع أنحاء الحيز . وتوصف هذه الحالة بالنسبة للمادة المنتشرة « بحالة الاتزان » (١)

ويمكن مشاهدة ظاهرة الانتشار بوضع بلورة من كبريتات النحاس أو أى ذائب ملون في قاع مخبر زجاجى ممتلئ بالماء ، ويمكن تتبع انتشار الجزيئات بملاحظة التغير البطيء في لون الماء حتى ينتظم توزيع اللون في جميع طبقات الماء بالمخبر .

ويطلق على هذا النوع من الانتشار المتوقع على الطاقة الحركية لجزيئات المادة والناتج من اختلاف التركيز فقط اسم « الانتشار البسيط » (٢) تمييزاً له عن أنواع أخرى معقدة من ظواهر الانتشار تؤثر فيها أنواع أخرى من القوى .

ويجب ملاحظة التفرقة أيضاً بين ظواهر الانتشار و « الحركات الكتلية » (٣) إذ أن الوحدات المتحركة في الحالة الأخيرة ليست جزيئات فردية ولكنها مجموعات هائلة من الجزيئات ، كحركة الرياح والتيارات الهوائية وهبوط الطبقات الغازية الثقيلة وصعود الخفيفة منها (تبعاً لاختلاف كثافتها) ، وما يشابهها من الظواهر في حالة السوائل .

وإذا وضعت عدة مواد في حيز واحد انتشرت جزيئات أى مادة منها انتشاراً مستقلاً عن جزيئات المواد الأخرى ، بمعنى أنها تنتشر كما لو كانت المواد الأخرى غير موجودة (بغض النظر عما قد يسببه وجود جزيئات المواد الأخرى من خفض معدل حركتها) . ففي حالة المحاليل مثلاً تنتشر جزيئات الذائب انتشاراً مستقلاً عن انتشار جزيئات المذيب ، ويتوقف الاتجاه الذى تنتشر فيه جزيئات الذائب على فرق تركيز الذائب ذاته بغض النظر عن معدل أو اتجاه انتشار ذائبات أخرى في نفس المحلول . وإذا كان الذائب متأيناً في المحلول ، كما هو الحال في « الذائبات الكهربية » (٤) ، فإن كل أيون ينتشر انتشاراً مستقلاً عن انتشار الأيون الآخر ،

بفرض تعادل شحناتهما السالبة والموجبة ببعض أيونات أخرى منتشرة .
ويتأثر معدل انتشار المادة بالعوامل التالية :

(١) حجم وكتلة دقائق المادة

تنتشر الجزيئات أو الأيونات الصغيرة بمعدل أسرع من الكبيرة ، فمثلا تنتشر أيونات الایدروجين بمعدل يبلغ أربعة أضعاف معدل انتشار الأكسجين ، وحوالي خمسة أضعاف معدل انتشار ثاني أكسيد الكربون (١) ، وعدة أضعاف معدل انتشار جزيئات الجلوكوز . وكذلك تنتشر الأيونات الأكثر تشبهاً أبطأ من الأيونات الأقل تشبهاً نظراً لأن اتحاد ماء التشبع بجزيء أو أيون من شأنه أن يزيد من حجمه . ولكتلة الدقيقة أثر في معدل انتشارها ، فإذا تساوت دقيقتان في الحجم واختلفتا في الوزن فإن أثقلهما تكون أبطأ انتشاراً .

(٢) درجة الحرارة

يزيد معدل الانتشار بارتفاع درجة الحرارة ، ويرجع ذلك - إلى حد ما على الأقل - إلى زيادة الطاقة الحركية لجزيئات المادة المنتشرة .

ويتراوح المعامل الحرارى (٢) للانتشار بين ١.٢ و ١.٣ .

(٣) تركيز المادة

يتوقف معدل انتشار المادة على الفرق بين تركيزها في منطقتين مختلفتين ، وتنتشر الدقائق المادية من منطقة يكون تركيز المادة بها عالياً إلى منطقة أخرى يكون تركيزها بها أقل بمعدل أسرع من العكس . كما يتأثر هذا المعدل بالمسافة التي تنتقلها الدقائق المنتشرة من منطقة إلى أخرى ، أى أنه يتناسب مع الفرق بين التركيز عند منطقتي

(١) يتناسب معدل انتشار الغازات المختلفة تناسباً عكسياً مع الجذر التربيعي لكثافتها النسبية . ويقصد بالكثافة النسبية وزن حجم معين من الغاز بالنسبة لوزن نفس الحجم من الایدروجين أو هى النسبة بين الوزن الجزيئى للغاز والوزن الجزيئى للایدروجين « ٢ » ، فالكثافة النسبية للأكسجين مثلاً هى ١٦ ولغاز ثاني أكسيد الكربون ٢٢ ، فيتناسب معدل

انتشار الأكسجين مع $\frac{1}{16}$ ، ومعدل انتشار ثاني أكسيد الكربون مع $\frac{1}{22}$.

(٢) المعامل الحرارى Temperature-coefficient لأى عملية — طبيعياً أو كيمياوياً أو فسيولوجية — هو عدد المرات التى يزيد بها معدل العملية لكل ارتفاع فى درجة الحرارة قدره ١٠° م .

إرسال واستقبال الدقائق المنتشرة مقسوما على طول المسافة التي بينهما .

(٤) علاقة المادة المنتشرة بوسط الانتشار

تزداد سرعة انتشار الذائب خلال السائل كلما كان الذائب أكثر قابلية للذوبان فيه ، ويمكن تفسير ذلك بأنه من الواضح أن فرق تركيز الذائب بمناطق السائل المختلفة يكون أعلى ، متى كان الذائب شديد الذوبان في السائل ، مما لو كان يذوب فيه ببطء فقط .

الانتشار خلال الأغشية

يوصف الغشاء بأنه « منفذ » (١) للمادة إذا سمح لجزيئاتها بالانتشار خلال مسامه ، وبأنه « غير منفذ » (٢) إذا لم يسمح لها بذلك . أما إذا سمح لجزيئات المذيب ولم يسمح لجزيئات الذائب بالنفوذ فيوصف بأنه « شبه منفذ » (٣) .

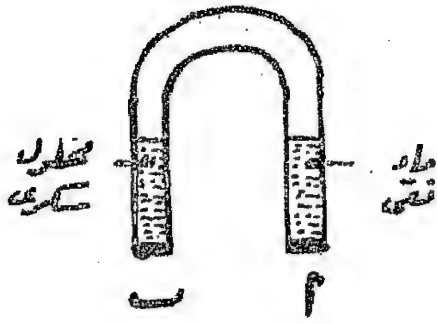
وقد يكون الغشاء منفذاً لمادة وغير منفذ لمادة أو لمواد أخرى ، ولذلك فإنه من الخطأ وصف الغشاء بأنه منفذ أو غير منفذ دون أن يقترن هذا الوصف بذكر المادة التي ينفذها أو لا ينفذها .

والأغشية نوعان :

(١) طبيعية — كأغشية الخلية النباتية والمثانة الحيوانية .

(٢) صناعية — كورق البارشمنت والسيلوفين والسكروديون .

وقد تكون الأغشية « صلبة » كالجدار الخلوى والأغشية الصناعية المذكورة ، أو تكون « سائلة » كالغشاء البروتوبلازمى والطبقات السائلة التي تفصل سائلا عن محلول يكون المذيب فيه هو نفس هذا السائل أو عن سائل آخر يقبل الامتزاج به . فإذا وضع في أنبوبة اختبار ثلاث طبقات متتابعة من السكر وفورم والماء والاثير ثم أحكم غلق الأنبوبة ، فيلاحظ انتشار جزيئات الاثير خلال الطبقة المائية التي ترتفع تدريجياً إلى أعلى بمضى الوقت ، أو تكون الأغشية « غازية » كما

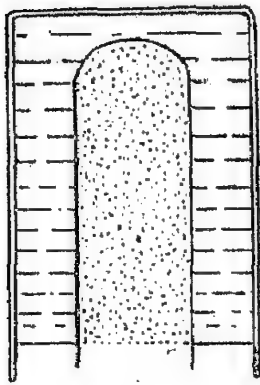


شكل (٢)

يحدث في حالة ملء أحد زراعى (١) أنبوبية زجاجية كالموضحة بشكل (٢) بحجم مناسب من الماء النقي . وملء ذراعها الآخر (ب) بحجم مماثل من محلول سكرى . ففي هذه الحالة تعمل الطبقة الهوائية التي تعلو السائلين كغشاء منفذ للماء (على صورة

بخار) فقط ، وغير منفذ لجزيئات السكر . وتظل جزيئات بخار الماء تنتشر من أ إلى ب حيث يتزايد حجم المحلول تدريجياً إلى أن يمتثل الماء جميعه إلى هذا المحلول .

وإذا فصلت مادة عن غيرها من المواد بغشاء يسمح لجزيئات هذه المادة وحدها أو لجزيئات المواد الأخرى أيضاً بالانتشار خلال مسامه فإن معدل انتشار هذه المادة أو المواد يختلف باختلاف درجة نفاذية هذا الغشاء لها ، وسواء كان هذا المعدل مرتفعاً أو منخفضاً ، فلا بد من الوصول آخر الأمر إلى حالة الاتزان التي كان من الممكن بلوغها في مدة أقصر لو لم يكن الغشاء موجوداً

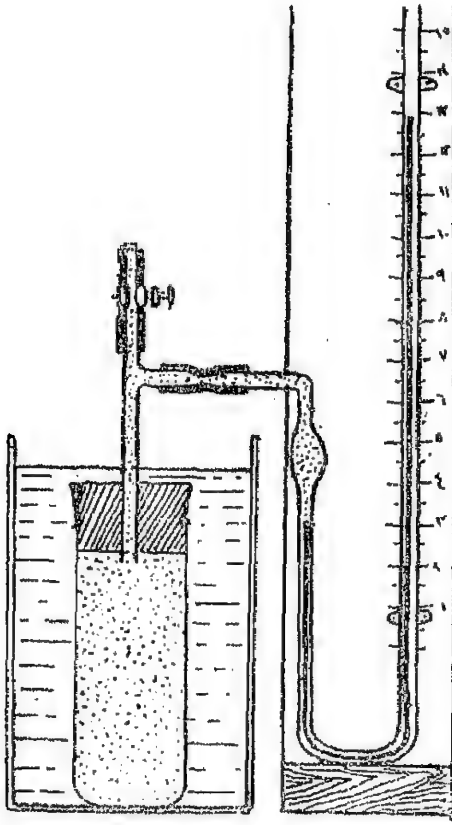


شكل (٣)

فإذا ملأ كيس غشائي بمحلول سكرى تركيزه ١٠ ٪ . وخمس هذا الكيس داخل وعاء به محلول سكرى تركيزه ٥ ٪ . شكل (٣) ، فعلى فرض أن الكيس الغشائي منفذ للماء والسكر فإن جزيئات كل منهما تنتشر مستقلة عن الأخرى . ويكون معدل انتشار جزيئات السكر من داخل الكيس إلى خارجه أسرع من معدل انتشارها من خارج الكيس إلى داخله . ويترتب على ذلك خفض تركيز السكر في الداخل ورفع تركيزه في الخارج ، فيتضاءل الفرق بين التركيزين تدريجياً إلى أن يتساوى تركيز السكر على جانبي الكيس الغشائي .

أما بالنسبة للماء فتكون النتيجة لحركة جزيئاته المنتشرة انتقال الماء تدريجياً من خارج الكيس إلى داخله أى خفض تركيز الماء في الخارج ورفع تركيزه في الداخل . وتكون النتيجة النهائية تساوى تركيز الماء والسكر على جانبي الكيس الغشائي ، وذلك عند بلوغ حالة الاتزان .

وغنى عن الذكر أن باوغل حالة الاتزان يقتضى وقتاً أطول مما لو سمح للمحلولين بأن يتصل أحدهما بالآخر اتصالاً مباشراً دون أن يفصلهما كيس غشائى .



شكل (٤)

أما إذا سدت فوهة الكيس الغشائى المحتوى على المحلول السكرى سداً محكماً بربطها حول سدّاد من المطاط تخترقه أنبوبة مانومترية بها زئبق ، وغمس هذا الكيس فى وعاء به ماء نقي شكل (٤) . وعلى فرض أن الكيس الغشائى عديم المرونة وشبه منفذ حقيقى بالنسبة للمحلول السكرى ، فإن جزيئات السكر تظل حبيسة داخل الكيس لأن مسامه لا تسمح بعبورها ، ويكون الانتشار قاصراً على جزيئات الماء التى تتحرك بطلاقة ويكون معدل انتقالها من خارج الكيس إلى داخله أسرع من العكس . ويترب على ذلك زيادة حجم المحلول بالداخل

فترفع الزئبق فى الأنبوبة المانومترية . وتسبب هذه الزيادة ضغطاً على المحلول ذاته داخل الكيس ، وبالتالى على سطح الكيس الداخلى الملاصق للمحلول .

ويستمر انتقال الماء إلى داخل الكيس إلى أن يتساوى وزن عمود الزئبق ، أى ضغطه ، مع القوة الدافعة لدخول الماء فى الكيس ، أى عند بلوغ حالة الاتزان ، وعندها يثبت سطح الزئبق فى الأنبوبة المانومترية .

يقال للقوة التى تجذب الماء إلى داخل الكيس « القوة الأزموزية » (١) لمحلول السكر وهى تناسب تناسباً طردياً مع درجة تركيز السكر المذاب .

كما يقال للضغط الأسمى الواقع على سطح الغشاء الملاصق للمحلول ، عند بلوغ حالة الاتزان ، « الضغط الأزموزى » (٢) .

على أنه إذا وضع ثقل مناسب فوق نهاية الزئبق فى الساق المانومترية الطليقة

عند بدء غمس الكيس الغشائي في الماء النقي ، فإنه يمكن منع الماء من الانتقال إلى داخل الكيس متى كان ضغط الثقل معادلا للضغط الأزموزي لمحلول السكر .

وعلى ذلك فالضغط الأزموزي لأي محلول هو أقصى ضغط يمكن أن ينشأ في المحلول عند فصله عن الماء النقي بغشاء عديم المرونة منفذ للماء فقط ، وهو يعادل الضغط اللازم لتساويه على المحلول لمنع زيادة حجمه نتيجة لانتقال الماء إليه .

ويطلق على انتشار السائل خلال غشاء نحو محلول يكون المذيب فيه هو نفس هذا السائل أو نحو سائل آخر يقبل الامتزاج به « الخاصية الأزموزية » (١)

أما حركة الذائبات خلال الأغشية فإنها عملية انتشار ، وقد يكون انتشارا بسيطا أو معقدا بفعل عدة عوامل لاعلاقة لها بظاهرة الانتشار البسيط .

أما على فرض أن الكيس الغشائي السابق منفذ للمحلول السكري ، فإن جزيئات السكر تنتشر تدريجيا من داخل الكيس إلى خارجه ، محاولة جعل تركيزها متساويا في الوسطين . أما جزيئات الماء فإنها تنتشر من خارج الكيس إلى داخله (أزموزية نحو الداخل) (٢) بمعدل أسرع من العكس (أزموزية نحو الخارج) (٣) .

وحيث أن جزيئات الماء تنتشر بسرعة عامة خلال أي غشاء بمعدل يفوق معدل انتشار جزيئات المواد الذائبة فيه ، فإنه يترتب على ذلك زيادة حجم المحلول داخل الكيس وارتفاع الزئبق في الأنبوبة المانومترية ، قبل أن يتساوى تركيز السكر في الداخل والخارج . إلا أن هذه الزيادة مؤقتة وتتناقص تدريجيا كلما انتقلت جزيئات السكر للخارج ، حتى إذا ما تساوى تركيزها في الوسطين تلاشت الزيادة الطارئة في حجم المحلول وانخفض سطح الزئبق في الأنبوبة إلى وضعه الابتدائي ، ويكون ذلك عند حالة الاتزان ، أي تساوى تركيز كل من الذائب والمذيب على جانبي الكيس الغشائي .

تقدير الضغوط الأزموزية

العامل الأساسي في تحديد قيمة الضغط الأزموزي هو عدد الدقائق المسادية

(سواء كانت أيونات أو جزيئات أو مجموعات جزيئية) الموجودة في وحدة الحجم من المحلول . فقد وجد بالتجربة أن الضغوط الأزموزية لمحاليل من سكر القصب تركيزها ١ ، ٢ ، ٤ ، ٦ ٪ هي ٥٤ ، ١٠٢ ، ٢٠٨ ، ٣٠٨ (سم من الزئبق) على الترتيب

وكما أنه في حالة الغازات تحتوي الحجم المتساوية منها - في درجات الحرارة وتحت الضغوط المتشابهة - على عدد متساو من الجزيئات وتسبب تبعاً لذلك ضغوطاً متساوية (١) ، إذ يشغل الوزن الجزيئي لأي غاز (في درجة الصفر المئوي وتحت الضغط الجوي وهو المساوي لضغط ٧٦ سم من الزئبق) حيزاً قدره ٢٢.٤ لتر ، وإذا ضغط هذا الغاز حتى أصبح حجمه لتراً واحداً فإنه يحدث ضغطاً قدره ٢٢.٤ ضغطاً جويًا (٢) .

فكذلك إذا أذيب الوزن الجزيئي (بالجرامات) لأي ذائب غير متجزئ في لتر من الماء فإنه يحدث ضغطاً أزموزياً يقرب من ٢٢.٤ صم ح عند درجة الصفر المئوي ، ويكون الضغط الأزموزي لمحلول ١ و . ج . مثلاً من أي ذائب غير متجزئ ، كسكر القصب ، مساريًا ٢٢ صم ح تقريباً عند درجة الصفر المئوي . وتبعاً لذلك فإن الضغوط الأزموزية المتساوية لمحاليل الذائبات غير المتجزئة تدل على تساوي تركيز جزيئات الذائب في كل منها .

أما الذائبات الكهربية ، وهي التي تتأين في المحاليل ، فإنها تحدث ضغوطاً أزموزية أعلى مما تحدثه الذائبات غير المتجزئة ، وتتوقف قيمة ضغوطها على درجة تجزئتها . فمثلاً درجة التجزئة في محلول جزيئي من كلوريد الصوديوم تبلغ حوالي ٧٥ ٪ ، بمعنى أن ٧٥ جزيئاً من كل مائة جزيء من ص كل قد تجزأت في المحلول إلى أيونات ، وعلى ذلك فإن ما يوجد في هذا المحلول من الدقائق (الأيونات والجزيئات) يبلغ ١.٧٥ ضعفاً مما يوجد في محلول جزيئي لذائب غير متجزئ . وإذن فالضغط الأزموزي لمحلول كلوريد الصوديوم الجزيئي يكون من الوجهة النظرية مساوياً ٢٢.٤ × ١.٧٥ أي ٣٩.٢ صم ح . وهذه القيمة تقرب من القيمة التي قدرت عملياً لهذا المحلول .

(١) قانون أفوجادرو Avogadro's law

(٢) قانون بويل Boyle's law

ويجب أن يلاحظ أن درجة تجزئة الذائب تزيد كلما قل تركيزه ، فالنسبة المئوية لتجزئة كلوريد البوتاسيوم مثلاً تبلغ ، عند درجة الصفر المئوي ، ٨٦ عند إذابة وزنه الجزئي في عشر لترات من الماء ، بينما تبلغ ٩٥ في محلول مخفف عشر مرات بالنسبة للمحلول السابق .

وتوصف المحاليل بأنها وسوية الأزموزية ، (١) متى تساوت ضغوطها الأزموزية . أما إذا اختلفت ضغوطها الأزموزية فيقال لذات الضغط الأعلى ، زائدة الأزموزية ، (٢) ولذات الضغط الأدنى « ناقصة الأزموزية » (٣) .

ويمكن تقدير الضغط الأزموزي لأي محلول بالطريقة المانومترية المباشرة التي أوضحناها في التجربة المتقدمة ، إلا أن التقدير بهذه الطريقة يحتاج لعناية بالغة وتحوطات عديدة (كاختيار الغشاء المستعمل بحيث يكون عديم المرونة إطلاقاً ، وبحيث لا ينفذ جزيئات الذائب بتاتاً) . ولذلك فإن الضغوط الأزموزية للمحاليل تقدر عادة بطريق غير مباشر من خواصها الطبيعية الأخرى ، التي تثقف أيضاً على عدد الجزيئات في المحلول ، والتي يوجد تناسب مباشر بينها وبين ضغطه الأزموزي كضغط بخار أو رفع درجة غليان أو خفض درجة تجمد المذيب .

وعلى ذلك فمن الممكن حساب الضغوط الأزموزية للمحاليل من نتائج إحدى التقديرات الطبيعية المتقدمة وبخاصة خفض درجة تجمد المحلول . ونظراً لأن قيمة خفض درجة تجمد محلول جزيئي لمادة ما غير متجزئة هي ١.٨٦° م ، وأن قيمة الضغط الأزموزي لمثل هذا المحلول هي ٢٢ر٤ صه ح ، فمن السهل إذن إيضاح العلاقة بين خفض درجات التجمد والضغوط الأزموزية في المعادلة التالية :

$$\frac{s}{1.86} = \frac{ص}{22.4}$$

حيث s هي خفض درجة تجمد المحلول ، ص ضغطه الأزموزي .

$$\begin{aligned} \frac{s \times 22.4}{1.86} &= \text{أي أن ص} \\ &= 5.12 \text{ر}٠٤ \end{aligned}$$

وحيث أن ψ معلومة ، فإنه يمكن حساب ψ . فإذا فرض محلول خفض درجة تجمده 0.93 . فإن ضغطه الأزموزي يكون 12.04×0.93 أى 11.20 ص ح .

عملية الخلية النباتية بالظواهر الأزموزية

إذا غمسنا خلية نباتية منفردة ذات فجوة في ماء نقي ، فعلى فرض أن الغشاء البروتوبلازمي شبه منفذ حقيقي (١) لمحلول العصير الخلوي ، فإن الذائبات الخلوية تظل داخل الفجوة ، بينما تكون أزموزية الماء نحو الداخل أعلى من أزموزيته نحو الخارج ، فيزداد تبعاً لذلك حجم العصير الخلوي الذي يضغط على الغشاء البروتوبلازمي فيتمدد ، وهذا بدوره يضغط على الجدار الخلوي فيتمدد أيضاً .

يقال للضغط الواقع من محتويات الخلية على أغشيتها ، نتيجة لدخول الماء بها ، ضغط الامتلاء (٢) ، وتتوقف قيمته على درجة امتلاء الخلية بالماء .

وفي الوقت نفسه يحدث الجدار الخلوي المشدود — نتيجة لتمده — ضغطاً مضاداً على محتويات الخلية يسمى « الضغط الجداري » (٣) ، وهو مساو لضغط الامتلاء في القيمة ومضاد له في الاتجاه ، وتزداد قيمته كلما زاد حجم الخلية .

ويستمر دخول الماء بالخلية إلى أن يأتي الوقت الذي يتعادل عنده الضغط الجداري — المقاوم لدخول الماء — مع القوة التي تجذب الماء إلى داخل الخلية ، أو بعبارة أخرى مع الضغط الأزموزي لعصيرها الخلوي ، مما يترتب عليه وقف الزيادة في الحجم ، أي يمتنع دخول الماء بالخلية إطلاقاً . وتسمى حالة الاتزان هذه بالنسبة للخلية « الامتلاء التام » (٤) .

فإذا رمزنا للضغط الأزموزي للعصير الخلوي بالحرف ψ ، وللضغط الجداري بالحرف π ، فطالما أن $\psi > \pi$ يستمر دخول الماء الخلية . وتبلغ الخلية حالة

(١) يسمح الغشاء البروتوبلازمي في الواقع بنفاذ جزيئات بعض الذائبات من الفجوة وإليها ، إلا أن ذلك يحدث ببطء جداً ويمكن التجاوز عنه .

Wall pressure (٣)

Turgor pressure (٢)

Full turgidity (٤)

الامتلاء التام عند ما تصبح ص = ح ، أى عند ما يكون
ص - ح = صفراً

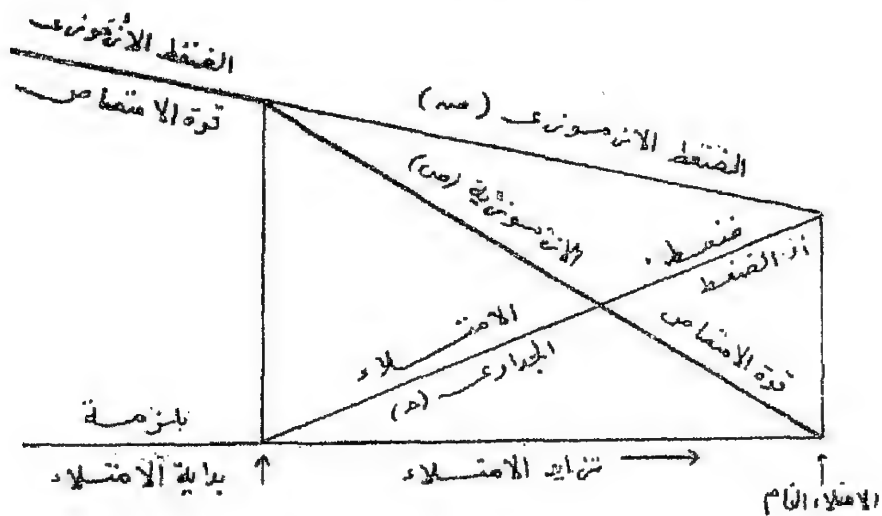
ويطلق على الفرق بين هاتين القوتين (ص - ح) « قوة الامتصاص
الأزموزية » (١) ، وإذا رمزنا لها بالحرف ص فإن

$$ص = ص - ح$$

وحالة الامتلاء التام هي الحالة الطبيعية لخلايا النباتات المائية ، ولكن قلما
توجد هذه الحالة في النباتات البرية ، لأن خلاياها تفقد كثيراً من مائها عن طريق
التنح ، وبذلك لا تدرك عادة حالة الامتلاء التام . وعند غمس مثل هذه الخلايا في
الماء ، فإنه ينتقل إلى داخلها نظراً لزيادة ضغطها الأزموزي عن الضغط الجداري
(ص < ح) ، فيزيد حجمها .

وعندما يزداد حجم الخلية نتيجة لدخول الماء ، ينقص الضغط الأزموزي
قليلاً بسبب تخفيف العصير الخلوي ، بينما يزيد الضغط الجداري ، فتتباطئ قوة
الامتصاص تدريجياً .

وتستمر الزيادة في حجم الخلية إلى أن تبلغ الخلية حالة الامتلاء التام ، وعندها
تتباطئ قوة الامتصاص إلى الصفر نتيجة لتعادل الضغط الأزموزي المتناقص مع
الضغط الجداري المتزايد (أنظر شكل ه) .



شكل (ه) — يوضح التغيرات في قيمة الضغط الأزموزي و الضغط الامتلاء وقوة
الامتصاص الأزموزية التي تصحب التغيرات في حجم العصير الخلوي ، (نقلاً عن توداي) .

ولا يتوقف دخول الماء الخلية أو خروجه منها على قيمة الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى ، وإنما يتوقف على قوة امتصاصها . ولا يوضح ذلك تصور خليتين ١ ، ٢ ضغطهما الأزموزى ١٢ ، ١٠ وضغطهما الجدارى ٧ ، ٢ ضغطاً جويّاً على الترتيب ، وضعتا متجاورتين بحيث

صه = ١٢	صه = ١٠
ح = ٧	ح = ٢

يسهل انتشار الماء من إحداهما إلى الأخرى (شكل ٦)
فأى الخليتين تكسب ماء ؟

شكل (٦)

قد يجاب على ذلك خطأ بأن الماء ينتقل من ١ إلى ٢ ، لأن عصير الخلية ١ ذو ضغط أزموزى أعلى . ولكن نظراً لأن قوة امتصاص ٢ (٨ صه ح) أعلى من قوة امتصاص ١ (٥ صه ح) ، فإن الماء ينتقل من ١ إلى ٢ .

وهنا تجدر الإشارة إلى وجوب التفرقة بين الضغط الأزموزى وضغط الامتلاء ، فالضغط الأزموزى هو — كما قدمنا — أقصى ضغط يمكن أن ينشأ فى المحلول تحت الظروف السالفة الذكر . أما ضغط الامتلاء فهو الضغط الفعلى الذى يحدثه المحلول نتيجة فعل الخاصية الأزموزية . فتمدد إحاطة الخلية النباتية (غير تامة الامتلاء) بالماء النقي ، فإنه بينما يتزايد ضغط الامتلاء الناشئ ، يأخذ الضغط الأزموزى للعصير الخلوى فى التناقص . ولا يتساوى ضغط الامتلاء مع الضغط الأزموزى إلا عند بلوغ الخلية حالة الامتلاء التام (١) .

وإذا أحطنا الخلية النباتية بمحلول يقل ضغطه الأزموزى (وليكن ٨ صه ح) عن الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى (وليكن ١٢ صه ح) ، فعلى فرض أن غشائها البروتوبلازمى منفذ للماء فقط ، فإن جزيئاته تنتشر إلى داخل الخلية إلى أن يصبح ضغط الامتلاء الناشئ مساوياً ، وذلك عند بلوغ حالة الاتزان (بغض النظر عن التأثير الطفيف الناتج من التخفيف) ، ومع ذلك فإن الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى لا يزال يقرب من ١٢ صه ح .

(١) فى الواقع لن يكون ضغط الامتلاء الناشئ فى العصير الخلوى مساوياً لضغطه الأزموزى الأصلي إلا إذا كان الجدار الخلوى عديم المرونة إطلاقاً .

وعلى ذلك إذا قيل مثلاً إن الضغط الأزموزى لعصير خلايا النباتات السبغية (١) قد يجاوز أحياناً مائة أو أكثر من الضغوط الجوية ، فلا يعنى ذلك مطلقاً أن الضغط الفعلى الذى يحدثه العصير الخلوى على أغشية الخلية يساوى أو حتى يقارب هذه القيمة العالية ، وإنما يلزم غمر خلايا مثل هذه النباتات فى الماء النقى لىكى تصل إلى حالة الامتلاء التام . وفى الواقع قد تتمزق جدر الخلايا ، بفعل الضغوط العالية التى تنشأ ، طويلاً قبل أن تصل الخلايا إلى الامتلاء التام . ومن الظواهر المألوفة أنه متى وضعت الآكياس الجرثومية (٢) للطحالب البحرية ، أو بعض حبوب اللقاح ، فى الماء العذب فإنها تزيد فى الحجم ، ثم لا تلبث أن تنفجر .

وعندما تسكون الخلية النباتية محاطة بمحاليل ذات تركيز معين ، فإن الضغوط الأزموزية لهذه المحاليل تقاوم - بالإضافة إلى الضغط الجدارى - دخول الماء الخلية . فمثلاً إذا وضعت خلية نباتية فى محلول ناقص الأزموزية ، ضغطه الأزموزى ص⁻ ، فإن

$$\text{ص} = (\text{ص} - \text{ح}) - \text{ص}^- \text{أو}$$

$$= \text{ص} - (\text{ح} + \text{ص}^-)$$

ومن الواضح أنه لىكى يدخل الماء الخلية ، يلزم أن تكون ص⁻ < ح + ص⁻ . أى أنه إذا كانت الخلية ممتلئة وسطاً ، وجب أن يكون الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى أعلى كثيراً من ضغط المحلول الذى يغمرها . أما إذا كانت الخلية فى حالة امتلاء تام (كما لو كانت الخلية قد غمرت من قبل فى الماء النقى فترة طويلة) ، فإنها تفقد بعض ماء عصيرها وتنكمش عند غمسها فى محلول ناقص الأزموزية بالنسبة لعصيرها الخلوى .

ولتقدير قوة امتصاص الخلايا النباتية ، نغمس الخلية فى سلسلة من المحاليل المعلومة التركيز (تقارب ضغوطها الأزموزية قوة امتصاص الخلية) . وفى المحاليل التى يزيد ضغطها الأزموزى عن قوة امتصاص الخلية ، تفقد الخلية بعض الماء (أى تكون قيمة ص سالبة) ، وينقص حجمها أو وزنها . وبالعكس فى المحاليل

(١) Halophytes - وهى النباتات التى تنمو فى الأراضى الملحية.

(٢) Sporangia

الاضغظ ، تمتص الخلية ماء من الخارج (أى تكون قيمة ص موجبة) ، ويزيد حجمها أو وزنها . أما المحلول الذى تحتفظ الخلية فيه بوزنها أو حجمها ثابتا ، فيكون ضغطه الأزموزى مساويا لقوة امتصاص الخلية ، إذ فى هذا المحلول تكون ص مساوية صفراً ، أى تكون ص = ص - ح .

وقد وجد فى إحدى التجارب أن أقراص درنة البطاطس قد احتفظت بوزنها ثابتا فى محلول من سكر القصب تركيزه ١٠ ج . ، مما يدل على أن قوة امتصاص خلايا البطاطس تعادل الضغط الأزموزى لهذا المحلول .

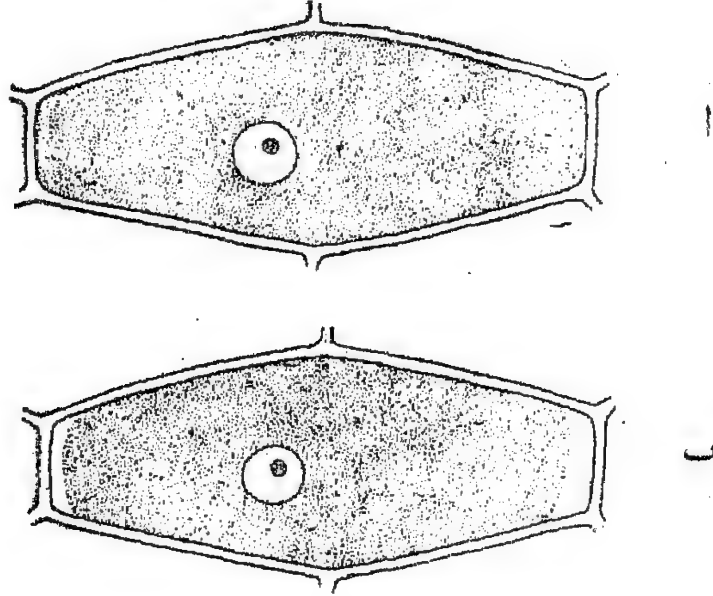
وإذا غمرت شرائح طولية من سوق أو أعناق ورقية غضة (كسيقان الياسمين وأوراق الخروع) فى سلسلة محاليل معلومة التركيز ، فإن متوسط قوة امتصاص نسيجها البرانشيمى الداخلى يكون معادلا للضغط الأزموزى للمحلول الخارجى الذى لا تتغير درجة انحناء (١) الشرائح (أى حجوم الخلايا البرانشيمية) فيه .

أما إذا غمسست الخلية النباتية ذات الفجوة فى محلول زائد الأزموزية قليلا ، مع افتراض أن الغشاء البروتوبلازمى شبه منفذ حقيقى بالنسبة للعصير الخلوى والمحلول الخارجى ، فإن الماء ينتقل تدريجيا من داخل الخلية إلى خارجها ، فينقص حجم العصير الخلوى ويتبع ذلك انكماش أغشية الخلية ، ويتراخى الضغط الجدارى تدريجيا ، بينما يتزايد الضغط الأزموزى للعصير الخلوى . ولما كانت مقدرة الجدار الخلوى على الانكماش محدودة ، فسرعان ما يصل الجدار إلى الحد الذى يتوقف عنده عن الانكماش ، وتسمى هذه الحالة من حالات الخلية « الارتخاء » (٢) ، وعندها تهبط قيمة الضغط الجدارى إلى الصفر .

وإذا استمر خروج الماء بعد ذلك من الخلية ، فإن الغشاء البروتوبلازمى - نظرا لمرونته - يستمر فى الانكماش مسaire لا طراد النقص فى حجم العصارة الخلوية ،

(١) تنقوس الشرائح عند فصلها من السوق أو الأعناق نحو سطوحها الخارجية نظرا لأن طبقة البشرة تكون فى الحالة الطبيعية (أى قبل قطع الشرائح) مشدودة وممتطة ، بينما تكون الأنسجة البرانشيمية الداخلية (القشرة والنخاع) منضغطة ، ثم ترول حالتا الشد والضغط عند قطع الشرائح .

فيمتصبل إذ ذاك عن الجدار الخلوى ، وتوصف هذه الحالة ، بالبلزمة ، (١) (شكل ٧).



شكل (٧) - أ خلية عادية ، - ب خلية مبلزمة قليلا .

ويستمر فقد الخلية للماء إلى أن يتعادل الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى مع الضغط الأزموزى للمحلول الخارجى .

وإذا نقلت الخلية المبلزمة (٢) إلى وسط ماء نقي . استعادت الخلية امتلاءها تدريجيا نتيجة لأزموزية الماء نحو الداخل ، فيزداد حجم العصير الخلوى ويعود الغشاء البروتوبلازمى إلى وضعه الطبيعى ، وتوصف هذه العملية « بمتعادل البلزمة » ، (٣) .

هذا إذا لم يتأثر بروتوبلازم الخلية أثناء البلزمة تأثرا يودى بحيويته . فإذا كانت الخلية النباتية قد غمست في محلول زائد الأزموزية كثيرا بالنسبة لعصيرها الخلوى . فلا يبعد أن تودى كثرة فقدها للماء إلى تجفيف البروتوبلازم نفسه تجفيفا يضر بحيويته ، كما قد تفضى شدة انكماش البروتوبلازم إلى تقطيع خيوط البلازموديزما التى تربط سيتوبلازم الخلايا المتجاورة ، وعند ذلك تهلك الخلية ، ولا تعود مطلقا إلى الحالة الطبيعىة إذا نقلت إلى الماء النقي .

وقد تكون البلزمة دائمة أو مؤقتة .

فهى دائمة متى كان الغشاء البروتوبلازمى غير منفذ لجزيئات الذائب فى المحلول الخارجى ، كما افترضنا فى المثال المتقدم .

أما إذا كان الغشاء منفذا لجزيئات الذائب والمذيب على السواء ، فإنه تحدث البلزمة المؤقتة . فإذا غمست خلية ذات فجوة فى محلول زائد الأزموزية لإحدى الذائبات التى ينفذها الغشاء البروتوبلازمى ، فإن معدل انتشار جزيئات المذيب يكون بلا ريب أكبر من معدل انتشار جزيئات الذائب ، فتتبلزم الخلية أولا بسبب أزموزية الماء السريعة نحو الخارج ، وتظل الخلية المبلزمة تنكش إلى أن يتعادل ، فى وقت ما ، ضغط المحلول الخارجى مع الضغط الأزموزى للعصير الخلوى .

يبد أن جزيئات الذائب المنتشرة لا يكون إذ ذاك قد تعادل تركيزها داخل وخارج الخلية (نظرا لبطء انتشارها نسبيا) ، فلا تلبث أن تتسرب شيئا فشيئا إلى الفجوة الخلوية ، ويزيد تبعا لذلك ضغط العصير الخلوى أى يصبح العصير زائد الأزموزية بالنسبة للمحلول الخارجى ، فتسود أزموزية الماء نحو داخل الخلية ويزيد حجم عصيرها تدريجيا إلى أن تزول البلزمة وتستعيد الخلية امتلاءها .

ومن الواضح أنه إذا اختبرت قوة امتصاص الخلايا النباتية وهى فى حالة ارتخاء أو مبلزمة (أى كانت بصفة عامة دون بداية الامتلاء قبل غمسها فى سلسلة محاليل الاختبار) ، فإن تقديرات قوة امتصاصها الأزموزية تدل فى الوقت ذاته على قيمة الضغط الأزموزى لعصيرها ، لأن الضغط الجدارى يكون فى هذه الحالة منعدما ، أى تكون $\psi = 0$ عندما تكون ψ مساوية صفرا (راجع شكل ٥ ، صحيفة ٣٤) .

الحالة الغروية^(١)

إذا خلطت المادة بالسائل فإنه تحدث إحدى حالات ثلاث :

(١) قد تتجزأ المادة في السائل إلى دقائق مادية صغيرة جداً ، هي إما جزيئات أو أيونات ، يبلغ قطرها حوالى من المليمتر (المليمكرون واحد) ، أى لا يمكن رؤيتها بالقوة المكبرة للمجهر ولا بأية طريقة من طرق الإبصار . وتكون هذه الجزيئات أو الأيونات منتشرة في السائل ، ويبقى انتشارها ثابتاً بمضى الوقت .

ويسمى الخليط المكون من مثل هذه المادة الدائبة (٢) والمادة المذيبة (٣) المحلول الحقيقي ، (٤) .

(٢) وقد تتجزأ المادة إلى دقائق مادية كبيرة بحيث يمكن رؤيتها بالمجهر ، أى يزيد متوسط قطرها عن من المليمتر (٣٠٠ مليمكرون) . وفى هذه الحالة لا تبقى دقائقها منتشرة في السائل بصفة دائمة ، بل تنفصل تدريجياً بمضى الوقت فترسب أو تطفو .

وإذا كانت دقائق المادة المنتشرة صلبة كونت مع السائل ما يسمى « المعلق » (٥) ، أما إذا كانت سائلة ، كونت مع السائل الآخر ما يسمى « المستحلب » (٦) .

(٣) وقد تتجزأ المادة في السائل إلى دقائق مترسطة الحجم بين الجزيئات العادية ، كالتى توجد في المحاليل الحقيقية ، وبين الدقائق المادية الكبيرة ، كالتى توجد في المعلقات والمستحلبات . وهذه الدقائق تتكون غالباً من مجموعات هائلة من الجزيئات المتحدة ، ويكون انتشارها ثابتاً ، ولا يمكن رؤيتها بالمجهر ، ولكن يمكن رؤيتها بطريقة ضوئية خاصة .

وفى هذه الحالة يقال للمادة المجزأة « الطور المنتثر » (٧) ، وللسائل المذيب

Solute (٢)	The colloidal state (١)
True solution (٤)	Solvent (٣)
Emulsion (٦)	Suspension (٥)
	Dispersed phase (٧)

وسط الانتشار أو الطور المستمر ، (١) ، ويسمى الخليط ، المحلول الغروي (٢) .
على أن بعض المواد قد تتجزأ في السائل إلى جزيئات فردية ومنع ذلك لا يكون
للمحلول الناتج خواص المحلول الحقيقي ، بل تكون محلولاً غروبياً نظراً لحجم
جزيئات المادة كبراً بالغاً بحيث يقارب حجمها حجم دقائق الغروية ، ومن أمثلة
هذه المواد النشا (قطر جزيئاته ٥ مللي ميكرونات) .

ومنذ عام ١٨٦١ قَسَّم توماس جراهام ، (٣) المواد ، من حيث علاقتها
بالماء ، إلى بللوريات وغرويات (٤) .

فالبللوريات هي التي تكون عند إذابتها في الماء محاليل حقيقية ، وهي تنفذ
بإدخال الأغشية الصناعية كالبارشمنت . وسميت بالبلوريات لأنه وجد من الممكن
بلورتها .

أما الغرويات فهي التي تكون مع الماء محاليل غروية ، وهي لا تنفذ خلال
تلك الأغشية ، ولا تبلور ، بل تشبه عادة الغراء ومن هنا جاءت تسميتها .

أما الآن فقد اتضح خطأ هذا التقسيم لأن كثيراً من المواد التي تذوب في الماء
مكونة محاليل غروية ، كـ بعض البروتينات ، يمكن أن تبلور . كما أن جميع البللوريات
تقريباً يمكن الحصول عليها في حالة غروية تحت ظروف خاصة .

فلا تعتبر المحاليل الحقيقية أو الغروية إذن محاليل لنوع معين من المواد ،
ولكنها محاليل ذات تركيب معين يختلف بعضها عن بعض من حيث حجم دقائق
المادة المنتشرة في السائل المذيب .

تحضير المحاليل الغروية

توحي العلاقة بين المحاليل الحقيقية والمحاليل الغروية والمعلقات بوجود طريقتين
عامتين لتحضير المحاليل الغروية وهما « التكميف » و « التجزئة » ، ويتوقف ذلك

(١) Dispersion medium or continuous phase

(٢) Colloidal solution (٣) Thomas Graham

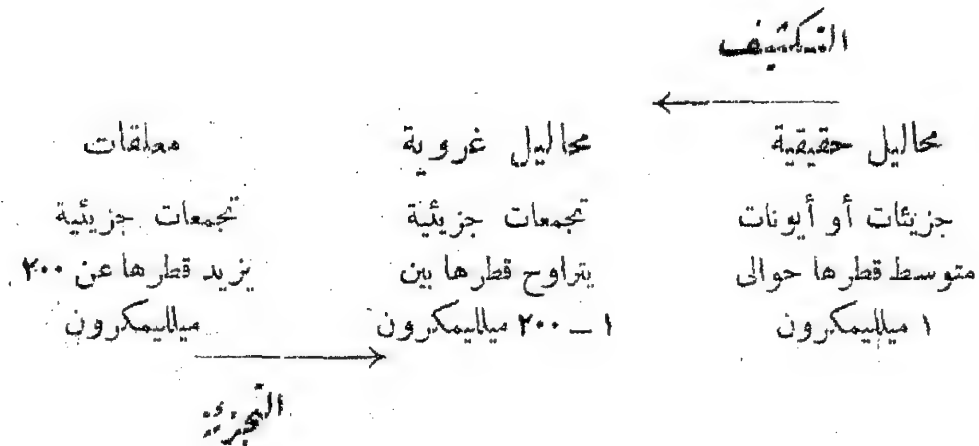
(٤) Crystalloids & colloids

على تكوين الدقائق الغروية إما بتكثيف جزيئات المادة الفردية ، وإما بتجزئة دقائقها الكبيرة .

وتحضير المحاليل الغروية بطريقة التكثيف بمائل تماماً ترسيب المادة في التفاعلات الكيميائية ، ففي كلتا العمليتين يشبع المحلول بالمادة الذائبة إلى درجة فوق التشبع ، ثم يترك تحت ظروف مناسبة ، فلا تلبث أن تتكون تجمعات جزيئية (١) تكبر تدريجياً طالما بقي الذائب متيسراً في المحلول .

وفي عمليات الترسيب يطرد كبر هذه التجمعات الجزيئية حتى تصل إلى حجم تمكن عند بلوغه رؤيتها بالمجهر أو بالعين المجردة ، وعندئذ تنفصل تدريجياً من المحلول . وتنظيم ظروف التجربة تنظيمياً معيناً يمكن إيقاف نمو التجمعات الجزيئية عند بلوغها الحجم المناسب الخاص بالحالة الغروية ، وبذلك يمكن تكوين محاليل غروية . أى أن هذه العملية تؤدي إلى تكوين راسب أو محلول غروي ، ويتوقف ذلك وفقاً كلياً على ظروف التجربة .

فالحالة الغروية إذن هي المرحلة الوسيطة بين الرواسب والمحاليل الحقيقية ، ويمكن الحصول عليها من أى الطريقتين ، التكثيف أو التجزئة .



وتحضر أغلب الغرويات غير العضوية بطرق التكثيف التي تشمل عمليات الاختزال والتأكسد والتحلل المائي والانهلال المزدوج (٢)

فمثلا إذا عومل محلول مخفف من كلوريد الذهب بالفورمالدهيد تحت ظروف مناسبة ، اختزلت أيونات الذهب إلى ذرات لا تلبث أن تتجمع مكونة دقائق ذات حجوم غروية . وجميع المعادن تقريبا تسكون محاليل غروية تحت ظروف مماثلة . وإذا غليت محاليل مخففة جداً من كلوريد الحديد أو الألومنيوم أو الكروم ، تحللت هذه الأملاح تحللاً مائياً (١) ، وتسكونت محاليل غروية لإيدروكسيدات المعادن .

وإذا عومل محلول مائي مخفف من أكسيد الزرنيخ بكبريتيد الإيدروجين ، فإنه ينحل انحلالاً مزدوجاً مكوناً كبريتيد الزرنيخ الغروي .

ويتمين عند تحضير المحاليل الغروية بمثل هذه الطرق ألا تؤدي التفاعلات الجارية إلى تكوين ذائبات كهربائية قوية . لأن هذا النوع من المحاليل شديد الحساسية لليسير من الذائبات المتأينة التي تسبب تجمع الدقائق الغروية إلى دقائق أكبر لا تلبث أن تترسب من المحلول .

أما طرق التجزئة فتشمل :

أ - طحن بعض المواد بواسطة طاحونة خاصة (٢) تتركب من جزئين أساسيين هما قرصان مسطحان متلامسان ، يدوران بسرعة عظيمة في اتجاهين متضادين .

ب - توليد شرارة كهربائية بين قطبين من المعدن المراد تحضير محلوله الغروي تحت الماء أو أى سائل مناسب .

وفي كلتا الحالتين يجب أن تنظم ظروف التجربة بحيث لا تتعدى تجزئة المادة الحجم الغروي المناسب ، أى بحيث لا تتجزأ دقائقها إلى جزيئات منفردة . ويلاحظ أن الدقائق الغروية بمثل هذه المحاليل قد تتجمع تدريجياً بمضى الوقت ، ولذلك يلزم أن تضاف إليها بعض العوامل المثبتة (٣) ، كالجلياتين ، لكي تحول دون تجمع الدقائق .

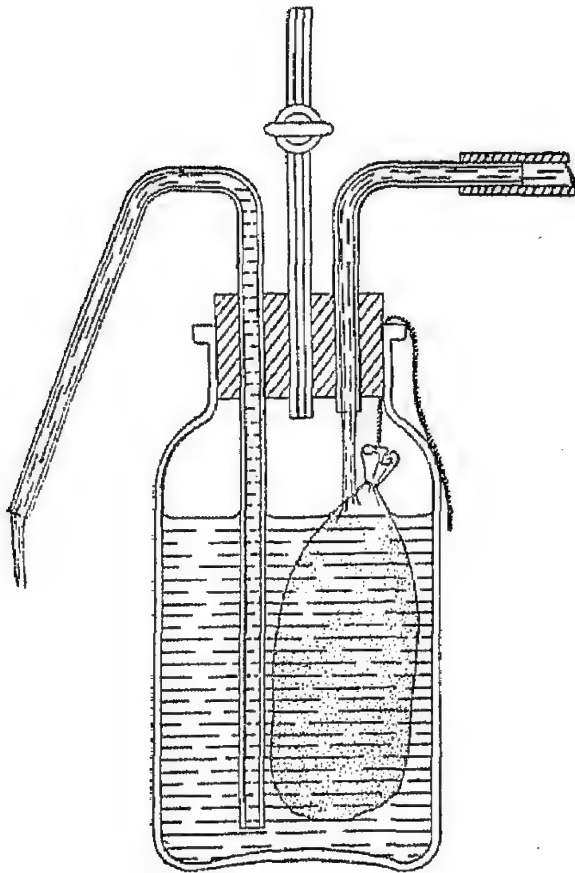
الخواص العامة للمحاليل الغروية

(١) الانتشار

تنتشر الدقائق الغروية بمعدل منخفض جداً إذا قورن بمعدل انتشار الجزيئات أو الأيونات في المحاليل الحقيقية ، لأن معدل انتشار أى مادة يتناسب ، كما ذكرنا ، تناسباً عكسياً مع حجم دقائقها .

ولا تستطيع الدقائق الغروية أن تنتشر خلال بعض الأغشية ، التي تسمح بانتشار الدقائق الأيونية أو الجزيئية ، كالكلوديون والبارشمنت والسيلوفين . ويستفاد من

هذه الخاصية عند تنقية المحاليل الغروية من الشوائب الجزيئية أو الأيونية المختلطة بها . إذ يمكن باستعمال مثل هذه الأغشية فصل المحاليل الغروية عن المحاليل الحقيقية ، وذلك بتعليق المحلول الغروي داخل كيس من الكلوديون مثلاً في كمية كبيرة من الماء يتحدد من وقت لآخر ، أوفى ماء جار باستمرار (شكل ٨) ، وتسمى هذه العملية ، الفرز الانتشاري للذائبات ، (١) .



(شكل ٨) طريقة الفرز الانتشاري للذائبات في تيار جار من الماء .

وتترشح الدقائق الغروية عادة خلال ورق الترشيح العادي (الذي يبلغ قطر مسامه حوالي ١ - ٥ ميكرونات) . أما إذا عومل ورق الترشيح بتركيزات مناسبة

من الكلوديون أو الجيلاتين ، فإنه يمكن الحصول على « مرشحات دقيقة » (١) بها مسام ذات أقطار مختلفة حسب الإرادة ، تسمح بمرور الذائبات الحقيقية ، ولا تسمح بمرور الدقائق الغروية . وتسمى هذه العملية « الترشيح الدقيق » (٢) .

(٢) الضغط الأزموزي

سبق أن ذكرنا أن العامل الأساسي في تحديد قيمة الضغط الأزموزي للمحلول هو عدد الدقائق المادية الموجودة به ، بغض النظر عن طبيعتها أو حجمها . وعلى ذلك إذا حضرت محاليل لمواد مختلفة ، تركيز كل منها ١ ٪ مثلاً ، فإن ضغوطها الأزموزية تكون مختلفة ، وتكون قيمة الوزن الجزيئي للمادة هي العامل الأساسي المحدد لعدد الدقائق التي توجد في محلولها . وكلما كان الوزن الجزيئي أعظم ، كان عدد الجزيئات (أو التجمعات الجزيئية) أقل . وبذلك يمكن فهم السبب الذي من أجله تكون الضغوط الأزموزية الناشئة بالمحاليل الغروية أضعف كثيراً من الضغوط الناشئة بالمحاليل الحقيقية من نفس التركيز .

وفضلاً عن ذلك ، يزيد عدد الدقائق المادية متى كان الذائب من النوع الذي يتأين في المحلول ، فقد وجد بالتجربة أن الضغوط الأزموزية للمحاليل ١ ٪ من الصمغ والديكسترين (وكلاهما غروي وذو وزن جزيئي مرتفع) وسكر القصب وأزوتات البوتاسيوم (وكلاهما حقيق) هي على الترتيب ٧، ١٧، ٤٧، ١٧٨ سنتيمترا من الزئبق . ومن الواضح أن ارتفاع الضغط الأزموزي لمحلول أزوتات البوتاسيوم الحقيقي إنما يرجع إلى صغر حجم جزيئات هذا الذائب من جهة ، وإلى تجزئة بعض جزيئاته إلى أيونات البوتاسيوم والأزوتات من جهة أخرى .

وما قيل عن الضغوط الأزموزية للمحاليل ، يقال أيضاً عن درجة غليانها أو تجمدها ، فإن كلا من هذه الخواص الطبيعية يتوقف على عدد الدقائق المادية بالمحلول ، ولذلك لا تختلف درجة تجمد أو غليان المحلول الغروي كثيراً عن درجة تجمد أو غليان وسط انتشاره النقي .

(٣) ظاهرة تندال

إذا سلط شعاع ضوئي قوى على أحد جوانب وعاء زجاجي ممتلئ بالماء النقي ، ثم فحص الوعاء في اتجاه جانبي متعامد مع مسار الحزمة الضوئية ، فإنه لا يمكن إدراك مسار الضوء خلال الماء . ويحدث مثل ذلك أيضاً لو وضع في الوعاء الزجاجي أى محلول حقيقي (١) ، كمحلول سكر القصب مثلاً .

أما إذا ملئ الوعاء بمحلول غروى ، وفحص بنفس الطريقة ، فإن مسار الضوء يمكن تحديده في هذه الحالة تحديداً واضحاً كمنطقة غائمة خلال المحلول الذي يبدو صافياً في غير تلك المنطقة .

وترجع هذه الظاهرة المبروفة « بظاهرة تندال » (٢) إلى تشتيت الضوء أو انكساره بواسطة الدقائق الغروية ، وهي تشبه تمام التشبه ما يلاحظ عند مرور شعاع ضوئي وسط حجرة غير مظلمة .

ونظراً لأنه في حالة انكسار الضوء تنحرف الموجات القصيرة (نهاية الطيف الأزرق) بدرجة أكبر من انحراف الموجات الطويلة ، فإنه يحدث انفصال جزئي للطيف ، ولهذا يرى المحلول الغروى ، الذي يكون طوره المنتشر عديم اللون ، أزرق باهتاً عند فحصه في مسار حزمة ضوئية قوية .

(٤) الحركة البراونية

يمكن مشاهدة ظاهرة تندال بوضوح إذا فحص المحلول الغروى بالمجهر الدقيق أو « الأتراميكروسكوب » (٣) . وهذا يختلف عن المجهر العادى بأن حقل فحصه يكون مظلماً ، وتمر خلال المحلول المراد فحصه ، في اتجاه أفقى ، حزمة ضوئية قوية . فيرى مسار الضوء مركباً من نقط متعددة ، منفردة ، لامعة ، تمثل كل نقطة منها شعاعاً ضوئياً منعكساً بواسطة الدقائق الغروية التى توجد في المحلول .

(١) يرى عادة أثر لمسار الضوء خلال الماء أو المحاليل الحقيقية . ويرجع ذلك إلى وجود ذرات تراب كشوائب في مثل هذه السوائل . وإذا أريد منع ذلك وجب اتخاذ التحوطات التى تسكن لإزالة مثل هذه الذرات الترابية .

وفضلاً عن ذلك ، فإنه يلاحظ أن هذه النقط الضوئية تتحرك حركة اهتزازية عنيفة غير منتظمة ، وتسمى هذه الظاهرة ، الحركة البراونية ، (١) نسبة إلى العالم النباتي « روبرت براون » ، (٢) الذى لاحظ ، منذ عام ١٨٢٨ . حركة حبوب اللقاح المعلقة فى الماء عند فحصها بالمجهر . وقد ظن أول الأمر أن هذه الحركة ترجع لكونها حية ، بيد أنه عند فحص حبوب لقاح ميتة ظهر أنها تتحرك كسابقتها . والآن نعلم أن أى دقيقة مادية ذات قطر مناسب تبدى مثل هذه الحركة عند تعليقها فى سائل .

وهى تعزى إلى دفع الدقائق المادية من نواحيها المختلفة بجزيئات الوسط السائلي السريعة الحركة . وفى أى لحظة معينة يكون تأثير الضربات التى تحدثها جزيئات السائل على أحد جوانب الدقيقة الغروية أكبر من تأثير الضربات على أى جانب آخر ، وعلى ذلك تتحرك الدقيقة ، وفى اللحظة التالية قد تتلقى نفس الدقيقة ضربات أكثر على جانب آخر ، فيتغير إذ ذاك اتجاه حركتها .

ويؤدى ارتفاع درجة الحرارة إلى زيادة معدل الحركة البراونية نظراً لزيادة الطاقة الحركية (٣) لجزيئات السائل المذيب .

(٥) الشحنة الكهربائية

تحمل الدقائق الغروية شحنات كهربائية ، غير قاصرة على الذرات كما هو الحال فى الأيونات ، بل موزعة على السطح الكلى للدقيقة الغروية .

وقد تنشأ الشحنات نتيجة لتأين بعض جزيئات الدقائق الغروية ، وإطلاق الأيونات الموجبة أو السالبة منها فى وسط الانتشار ، واستبقاء شحنات أيوناتها المضادة على هذه الدقائق .

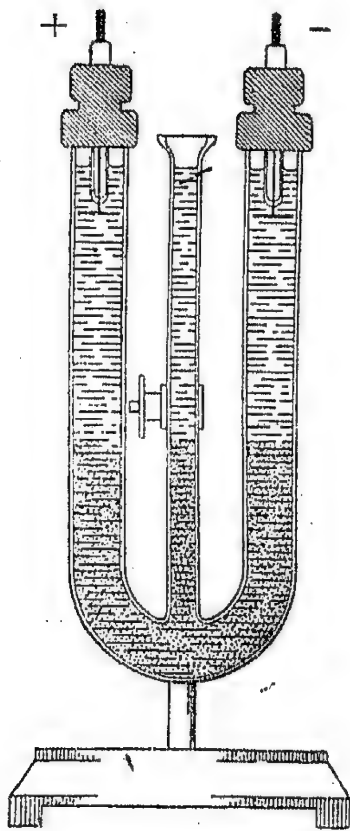
وقد تنشأ الشحنات الكهربائية فى أنواع أخرى من المحاليل الغروية نتيجة لتجمع بعض الأيونات تجمعاً سطحياً على الدقائق الغروية ، فمثلاً تحمل دقائق إيدروكسيد الحديد الغروى شحنات موجبة تعزى عادة إلى تجمع أيونات الحديد (ح++) الناشئة من تجزئة كلوريد الحديد المستعمل فى تحضير المحلول .

Robert Brown (٢) Brownian movement (١)

Kinetic energy (٣)

كما تعزى شحنات دقائق كبريتيد الزرنيخ السالبة إلى تجمع كبريتيد الإيدروجين المستعمل في تحضير هذا المحلول ، ثم تجزئة هذا المركب وإطلاق أيوناته الإيدروجينية في وسط الانتثار واستبقاء شحناته المضادة على الدقائق الغروية .

وتكتسب دقائق أنواع أخرى من المواد ، كالسيليلوز والكربون والكلوديون ، شحناتها الكهربائية السالبة من تجمع الأيونات الهيدروكسيلية لوسط انتثارها المائي .



شكل (٩) - جهاز لتعيين نوع شحنة دقائق المحلول الغروي .
تعلأ الأنبوبة إلى النصف تقريباً بالماء ، ثم يصب المحلول الغروي من ماصة باحتراس في قاع الأنبوبة (الجزء المظلل تظليلاً كفيفاً) ، ثم تراقب حركة الدقائق في مجال كهربائي (١٠٠ - ٢٠٠ فولت) .

وتدل على وجود الشحنات الكهربائية حركة الدقائق الغروية في اتجاه معين عند وضع المحلول الغروي في مجال كهربائي (شكل ٩) ، وتسمى هذه الحركة « الحمل الكهربائي » (١) ، ويمكن معرفة نوع الشحنة من اتجاه حركة الدقائق نحو أحد قطبي المجال .

ويعزى ثبات المحاليل الغروية إلى وجود الشحنات الكهربائية ، فتتنافر دقائقها المادة بعضها مع بعض نظراً لتشابه شحناتها ، وبذلك تظل معلقة في وسط الانتثار .

وتترسب الدقائق الغروية بأيونات الذائبات الكهربائية ذات الشحنات المضادة . وتزداد القوة الترسيدية لأيونات بازدياد ذريتها ، فمثلاً وجد أن القوى الترسيدية لأيونات Fe^{++} ، K^{+} ، H^{+} كل على الدقائق الغروية الموجبة هي كنسبة ١٠٠٠ : ٣٥ : ١ .

ويلاحظ أنه من الفوائد التي تنتج عن إضافة المركبات الجيرية إلى التربة الطينية ، تجمع دقائق الطين الغروية السالبة الشحنة بفعل أيونات الكالسيوم الموجبة ، فتزداد مسامية التربة وتنخفض قوة تشربها للماء فتجود تهويتها وتصبح أكثر ملائمة لنمو النباتات بها .

تنقسم المحاليل الغروية

تنقسم المحاليل الغروية إلى نوعين :

(الأول) محاليل الغرويات السكارهة اللذيبة ^(١) وهى المواد التى لا توجد قابلية بين دقائقها المادية وبين وسط الانتشار ، وتشمل محاليل المعادن والأملاح غير العضوية وغيرها .

(الثانى) محاليل الغرويات المحبة للذيب ^(٢) وهى المواد التى توجد قابلية شديدة بين دقائقها وبين السائل اللذيبة . ونظراً لهذه الخاصية ، تتشرب مثل هذه المواد اللذيبة بكميات كبيرة .

وقد كان من المعتقد أن دقائق الطور المنتشر ، فى محاليل الغرويات السكارهة اللذيبة ، تكون دائماً صلبة ، بينما تكون فى محاليل الغرويات المحبة للذيب على الدوام سائلة . وعلى هذا الأساس قسمت الغرويات إلى « شبه معلقات » ^(٣) و « شبه مستحلبات » ^(٤) حسب ما يكون الطور المنتشر صلباً أو سائلاً . إلا أنه وجد من الممكن تحضير محاليل غروية ، لها كل خواص « شبه المعلق » ، يكون الطور المنتشر فيها سائلاً . ومن هنا يتضح عدم صلاحية هذه القاعدة كأساس للتقسيم . ومع ذلك فلا تزال هذه التسمية شائعة .

وتختلف الخواص المميزة لكل من النوعين ، وتشمل أوجه الاختلاف ما يأتى :

(١) طريقة التحضير

يحتاج تحضير محاليل الغرويات السكارهة للذيب عادة لطرق خاصة ، كطرق التجزئة والتكثيف السائلة الذكر .

أما الغرويات المحبة للذيب فتحضر محاليلها بسهولة بإذابتها فى السائل المناسب ، كالمحاليل المائية لبعض المنتجات النباتية كالصمغ والنشويات والبروتينات .

(١) Lyophobic. (solvent - hating) colloids

(٢) Lyophilic (solvent - loving) colloids

(٣) Suspensions (٤) Emulsoids

(٢) الفحص المجهرى

إذا فحصت محاليل الغرويات الكارهة للمذيب بالألتراميكروسكوب شوهدت دقائقها بوضوح تام وفي حركة براونية شديدة .

أما محاليل الغرويات المحبة للمذيب فتشاهد بها ظاهرة تئدال ، ويمكن تتعذر رؤية دقائقها نظراً لوجود أغشية حولها من السائل المذيب . ولا ريب أن هذه الدقائق تكون في حركة براونية .

(٣) الشحنة الكهربية

تحمل دقائق كاره المذيب شحنة كهربائية واضحة قد تتغير بطرق خاصة فقط أما دقائق محب المذيب فإنها تحمل شحنة كهربائية قد تتغير بوسائل بسيطة ، كتغيير حامضية أو قلوية المحلول .

(٤) الترسيب

يتوقف ثبات محاليل الغرويات كارهة المذيب توقفاً كلياً على الشحنات الكهربائية المتماثلة التى تحملها دقائقها ، والتى تسبب تنافرها وتحول دون تجمعها إلى دقائق أكبر . فإذا عودت شحنات كاره المذيب أو قللت دون حد معين خرج ، تجتمعت الدقائق وترسبت . وترجع حساسية هذا النوع من المحاليل للقليل من الذائبات الكهربائية إلى أن هذه الذائبات تعادل أو تقلل شحنات الدقائق فتزيل بذلك القوة التى كانت كافية ، فى الحالة الطبيعية ، لمنع تجمعها وترسيبها .

ويلاحظ أنه متى رسبت دقائق كاره المذيب ، فإنه لا يمكن إعادتها إلى الحالة الغروية ، أى أن الترسيب فى هذه الحالة يكون غير عكسى .

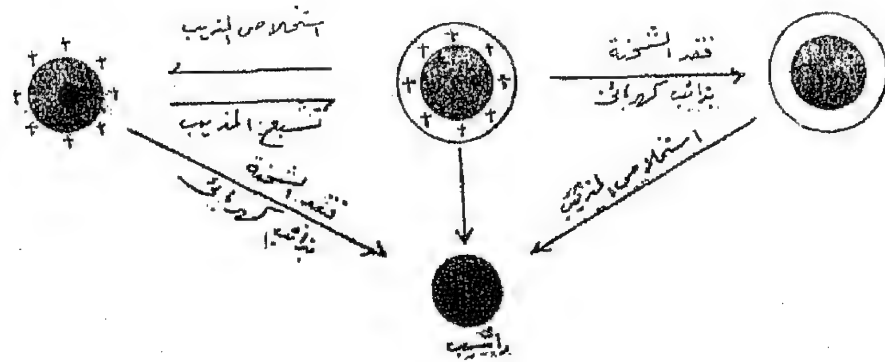
أما محاليل الغرويات المحبة للمذيب ، فإن ترسيبها يحتاج لكميات كبيرة من الذائبات الكهربائية . ومتى ترسبت دقائقها فيمكن عادة إرجاعها إلى الحالة الغروية بإضافة كمية جديدة من السائل المذيب ، أى أن الترسيب يكون فى هذه الحالة عكسياً .

ويرجع عدم ترسيب محب المذيب بالكميات القليلة من الذائبات الكهربائية إلى أن لهذا النوع من المحاليل الغروية عامل ثبات : أما أحدهما فالشحنة ، وأما الآخر فهو التشبيع بالمذيب ، وهو إحاطة الدقائق المادية المنتشرة بأغشية سائلة من

وسط الانتثار ، إذ أن جزءاً كبيراً من السائل المذيب الذى تتشربه المادة يتجمع
تجماً سطحياً حول دقائقها ، ويتوقف سمك الأغشية السائلة على التوتر السطحي
للسائل المذيب . وتحول هذه الأغشية دون تلاصق الدقائق المادية ذاتها فلا تتجمع ،
بل يظل انتشارها ثابتاً فى المحلول .

ويكفى توافر أحد هذين العاملين لثبات المحلول الغروى ومنع تجمع دقائقه .
فإذا ما عودت شحنة الدقائق ، فإن محب المذيب يتحول إلى محلول غروى محايد
يظل محتفظاً بثباته التام طالما بقيت دقائقه مشبعة بالمذيب . بينما يؤدى استخلاص
الأغشية السائلة وإزالتها ، بإضافة عامل يجفف كالإيثانول مثلاً ، إلى جعل المحلول
شديد الحساسية للذائبات السكر بائية كمحلول كاره المذيب .

أما ترسيب الغرويات المحبة للمذيب بإضافة محاليل ملحية مركزة مثل كبريتات
النشادر أو ملح الطعام ، فمردّه إلى أن تمثل هذه المحاليل مفعولاً مزدوجاً ، فهى
تستخلص الماء بشراهة نظراً لشدة تركيزها ، وتسبب فى الوقت ذاته فقد الشحنة
بفعل أيوناتها المضادة (انظر شكل ١٠)

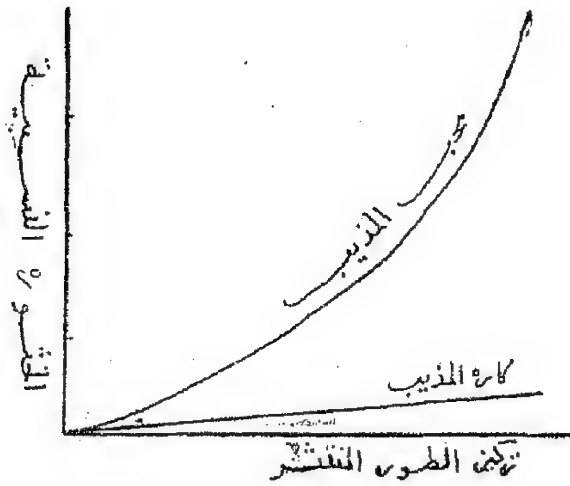


شكل (١٠) — رسم تخطيطى يوضح ترسيب دقائق محب المذيب . ويلاحظ أن السهم
الأوسط ، المتجه إلى أسفل ، يدل على استخلاص المذيب وفقد الشحنة معاً بفعل
المحاليل المركزة .

ولعل ما يصيب الخلايا النباتية من عطب إذا ما تعرضت للبرودة الشديدة إنما
يرجع إلى ترسيب دقائق غرويات المادة السيئوبلازمية (وهى من النوع المحب
للمذيب) ترسيباً تؤدى إليه الزيادة فى تركيز أملاح العصير الخلوى عند تكوين
البلورات الثلجية .

(٥) الخثورة

لا تختلف مطلقاً خثورة كاره المذيب اختلافاً محسوساً عن خثورة وسط الانتشار . وهذا بعكس الغرويات المحبة للمذيب ، فإن خثورة محاليلها تكون عادة أكبر من خثورة وسط الانتشار ، وتزداد خثورتها زيادة محسوسة بزيادة تركيزها (شكل ١١) .



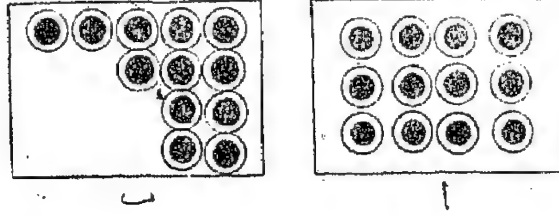
شكل (١١) — يوضح علاقة الخثورة النسبية للمحاليل الكارهة والمحبة للمذيب بتركيز طورها المنتشر .

وتعزى الزيادة في هذه الحالة إلى تشبع الدقائق المادية بالسائل المذيب ، فيترتب على زيادة تركيز الطور المنتشر إذن ، خفض كمية السائل الحر النسبية نظراً لانحداد جزء كبير منه بالدقائق الغروية . وهذا من شأنه أن يقلل من سيولة المحلول ، أي يرفع خثورته . وتأثر خثورة جميع السوائل بما فيها المحاليل الغروية بدرجة الحرارة ، فتقل بارتفاعها وتزيد بانخفاضها . وفي حالة المحاليل

الغروية المحبة للمذيب قد يعزى خفض الخثورة بارتفاع درجة الحرارة إلى عاملين : خفض خثورة الوسط السائل نفسه ، وخفض تشبع الدقائق الغروية ، لأن كمية سائل التشبع - المغلف للدقائق - تنقص بسبب خفض التوتر السطحي للسائل عند رفع درجة الحرارة .

وإذا زادت خثورة كثير من محاليل الغرويات المحبة للمذيب ، كالجيلاتين والأجار والنشأ ، - سواء بزيادة تركيز الطور المنتشر أو خفض درجة الحرارة - زيادة كبيرة ، أدى ذلك إلى تغير حالتها الطبيعية ، فيتماسك المحلول الغروي ويصبح قوامه شبه صلب . أي يتحول من حالة السيولة ^(١) إلى حالة الصلابة النسبية (الحالة الهلامية) ^(٢) . وهذا التحول هو نتيجة لانعكاس أطواره الذي قد يكون مرده إلى تقارب دقائق الطور المنتشر المشبعة بالسائل (بسبب زيادة عددها أو سمك

أغشيتها) حتى يتصل بعضها ببعض في صورة شبكة تملأ عيونها أجزاءً منفصلة من
السائل المذيب (شكل ١٢)

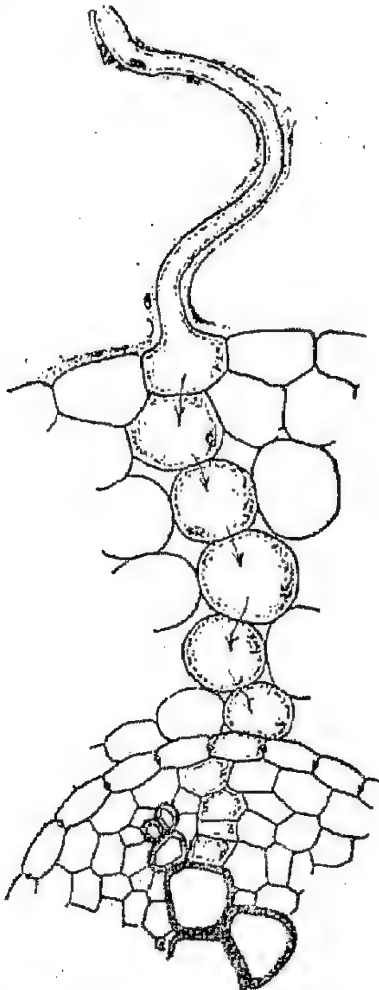


شكل (١٢) — رسم تخطيطي يمثل انعكاس الأطوار أثناء التحول من الحالة
السيولة (أ) ، حيث الدقائق المادية المشبعة منتشرة ، إلى الحالة الهلامية (ب) ،
حيث الدقائق المادة المشبعة متشابكة .

ومعظم المحاليل الغروية التي توجد في النباتات (كالعصارة الخلوية المحتوية على
بروتينات أو تانينات أو إنولين) وكذلك السيتوبلازم ، هي من النوع المحب
للمذيب . وقد يتحول السيتوبلازم تحولا عكسياً من السيولة إلى الصلابة النسبية (١)
دون أن يضار نشاطه العام .

امتصاص الماء

يحصل النبات على ما يلزمه من الماء بامتصاصه من التربة بواسطة مجموعته الجذري . ومنطقة الجذر الرئيسية التي تؤدي هذه الوظيفة تسمى « منطقة الامتصاص » . ووجود الشعيرات الجذرية بهذه المنطقة يضاعف إلى حد كبير سطح الامتصاص ، وهي رقيقة الجذر ومتصلة اتصالاً وثيقاً بماء التربة ، وهو عبارة عن محلول الأزموزي لمحلول التربة في معظم أنواعها كسراً من ضغط جوى . أما الضغط الأزموزي لخلايا البشرة والشعيرات الجذرية لمعظم أنواع النباتات فيبلغ حوالى ٣ - ٥ ضغط جوى ، وإن كان يصل ، بلاريب ، في بعض الأنواع إلى قيم أعلى . وعلى ذلك ينتقل الماء من التربة إلى داخل خلايا البشرة والشعيرات الجذرية بفعل قوة الامتصاص الأزموزية ، فتزداد درجة امتلاء هذه الخلايا ، ويتبع ذلك خفض قوة امتصاصها بالنسبة لقوة امتصاص خلايا القشرة التي تحاورها ، ويترتب على ذلك انتقال الماء للأخيرة ، وهكذا خلال طبقات القشرة المختلفة وطبقتى الإندوديرمس والبريسايكل ، حتى يصل الماء في النهاية إلى أوعية الجذر الخشبية (شكل ١٣) .



شكل (١٣) — قطاع
مستعرض في منطقة الامتصاص
الجذرية (تقلاعن بريستلى) .

وتزداد درجة امتلاء خلايا طبقات الجذر المختلفة حتى تصل ، أو تقترب من حالة الامتلاء التام . إلا أن ذلك لا يمنع مرور الماء خلالها من محلول التربة إلى المحلول المائى الذى يملأ أوعية الجذر الخشبية ، طالما كان ضغطه الأزموزي أعلى من الضغط الأزموزي لمحلول التربة . وعلى العموم يمكن اعتبار حركة الماء الأزموزية من محلول التربة إلى الأوعية الخشبية كأنما تحدث خلال غشاء عديد

الخلايا ، مركب من طبقات الجذر المختلفة . ويتوقف معدل هذه الحركة على الفرق فقط بين ضغطي المحلولين على جانبي الغشاء .

وقد أوضحت التجارب العملية (١) إمكان انتقال الماء بمثل هذه الطريقة في أنسجة أخرى مما يعزز التفسير الآنف الذكر لطريقة الامتصاص . فقد ملئت بعض أعناق ورقية جوفاء بمحلول سكري ، يبلغ ضغطه الأزموزي ضغطين جويين ، ثم غمست في الماء النقي ، فلاحظ أن الماء قد انتقل عبر خلايا الحية إلى المحلول السكري ، بالرغم من أن الضغط الأزموزي للخلايا ذاتها يبلغ حوالى تسعة ضغطوط جوية . وقد أظهر التحليل الكيماوى لعصير أوعية بعض النباتات وجود ذائبات عضوية - كحادات وثنائيات التسكر - إلى جانب الذائبات غير العضوية ، وأنه بينما يظل تركيز الأخيرة ثابتاً تقريباً ، فإن تركيز الذائبات العضوية يتغير . ومن الأدلة ما يوحى بأنه مما يكفل دوام علو الضغط الأزموزي لعصير الأوعية الخشبية عن الضغط الأزموزي لمحلول التربة ورود الذائبات العضوية إلى هذه الأوعية مما جاورها من الخلايا البرانشيمية الحية . فضلاً عن أن وجود « الشريط السكبرى » (٢) على جدار خلايا الإندوديرمس قد يكون ذا أثر واضح في الحد من تسرب هذه الذائبات خارج الأسطوانة الإندوديرمية .

على أن تفسير عملية الامتصاص على أساس كونها حركة أزموزية بسيطة للماء ، يجب ألا يسلم به على إطلاقه ، لأن اعتماد عملية الامتصاص على حيوية البروتوبلازم ونشاطه ، المرتبط بتوافر الطاقة التنفسية ، يوحى بما لعملات التحول المختلفة التى تتم داخل خلايا الجذر الحية من أثر فى هذه العملية . فقد ثبت بالتجربة أنه إذا عطلت عملية تنفس الجذور ، بمنع الأكسجين أو بتخديرها بخدر كالسكورو فورم ، فإن عملية الامتصاص تتوقف توقفاً تاماً .

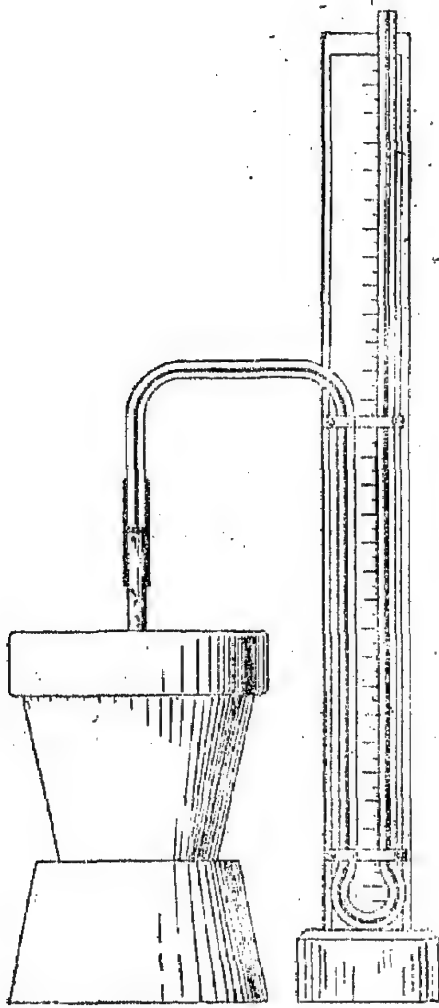
والخلاصة أنه يجب اعتبار التفسير المتقدم جزئياً فقط ، وأن عملية الامتصاص تتضمن على وجه التحقيق عوامل أخرى لا تزال غير معلومة .

(١) وهى التجارب التى حصل عليها كرامر Kramer عام ١٩٣٢ .

(٢) Casparian strip

الضغط الجذري

يندفع الماء الممتص من التربة داخل أوعية الجذر الخشبية بقوة دافعة يعبر عنها بالضغط الجذري . ويمكن مشاهدة أثر هذا الضغط عند قطع ساق بعض النباتات ، إذ يلاحظ بعد قليل تجمع الماء على سطح القطع ، ثم تساقطه ، وتسمى هذه الظاهرة الإدماء (١) .



شكل (١٤) — مانومتر الضغط الجذري .
تتلاءم الأنبوبة الشعرية التي بين سطح القطع
والزئبق في المانومتر بالماء .

ويمكن قياس الضغط الجذري بتوصيل سطح القطع بأنبوبة مانومترية ، وقياس الفرق بين سطح الزئبق في ساق المانومتر (شكل ١٤) .
وتختلف قيمته في النباتات المختلفة ، ويندر أن تتجاوز ضغطي جويين ، وتقل عن ذلك كثيراً في معظم النباتات (٧ سم في البتونيا ، ١ سم في العنب) . وتختلف قيمته في النبات الواحد باختلاف فصول السنة . والمعتقد أن الضغط الجذري يبلغ أقصى قيمته في فصول السنة التي لا يحمل النبات أثناءها أوراقاً . وبخاصة في بداية فصل الربيع قبل تمام تكوين الأوراق الجديدة ، حيث يكون النتج منخفضاً ، وتتناقص قيمته سريعاً ، بل قد تنعدم إطلاقاً ، حين يصبح النتج ناشطاً ، وذلك بعد تمام تكوين الأوراق ونشرها . ولا تدلى الأفرع المورقة عند قطعها ، بل على العكس من ذلك تمتص الماء داخلها متى قطعت تحت سطحه ، مما يدل على أن العصارة بالأوعية تعاني إذ ذاك شداً لا ضغطاً

ويؤخذ مما تقدم أن الضغط الجذري قد يكون في بعض أنواع النباتات وتحت

ظروف معينة من بين العوامل التي تساعد على صعود العصارة في النبات ، إلا أن أقصى قدر ترتفع إليه العصارة بفعل هذه القوة لا يتجاوز عادة عشرين متراً تقريباً .

صعود العصارة

من المسلم به أن الطريق الذي يسلكه الماء الممتص من التربة ، وما به من أملاح ذائبة ، هو الأوعية الخشبية . وقد تبين ذلك من تجارب التحليق ، التي أزيلت فيها الأنسجة الساقية التي حول الخشب ، فلم يكن لهذه المعاملة تأثير في حركة الماء إلى أعلى ، أو كان تأثيرها طفيفاً . وتبين ذلك أيضاً من تجارب غمس الجذور أو نهايات القطع بالسوق النباتية في محاليل مائية لبعض الصبغات كالإيوسين ، إذ سرعان ما تلوّن الخشب .

ولكن هل يمر الماء عبر تجويف الأوعية الخشبية ، أو خلال جدرانها بفعل قوة التشرب ^(١) ؟ لقد كان العالم « ساكس » ^(٢) من القائلين بالرأي الأخير . إلا أن « ديكسون » ^(٣) (١٩١٤) هاجم هذا الرأي ، وأجرى تجارب عملية دلت على أن بعض الماء فقط يمر خلال الجدر ، وأن كميته من المضاآلة بحيث لا تفي بحاجة الأوراق . إذ عند غمس نهايات الأفرع النباتية في محلول جيلاتيني سائل ، أو في جمع منصهر - لخلق تجويف الأوعية - ثم غمسها في الماء ، ذبلت أوراق هذه الأفرع ، بينما لم تذبل أوراق أفرع المقارنة .

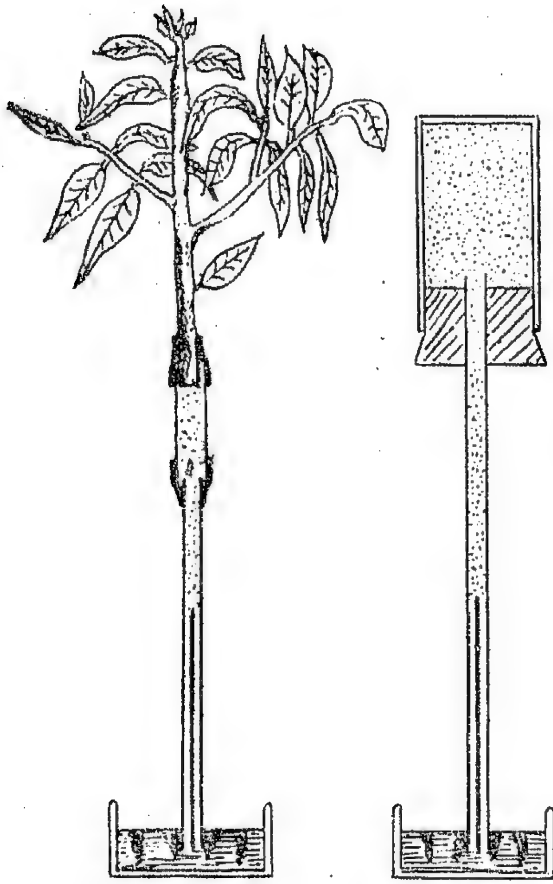
وقد وضعت عدة نظريات لتفسير الطريقة التي يرتفع بها الماء في النبات ضد الجاذبية الأرضية ، أهمها : نظرية التماسك ، ^(٤) التي وضعها ديكسون (١٩١٤) ، والتي مؤداها أن صعود العصارة إنما يرجع إلى قوة التماسك بين جزيئات الخيوط المائية المائلة لتجويف الأوعية الخشبية ، وأن هذه الخيوط المائية تُسحب إلى أعلى بقوة شد عظيمة يسببها التبخّر . ويمكن مشاهدة أثر هذه القوة بتوصيل ساق نباتية موزقة بأنبوبة توصيل زجاجية ممتلئة بالماء ، ومنغمسة في وعاء به زيتيق ، فيلاحظ

Imbibitional force (١)

Sachs (٢)

H. H. Dixon (٣)

The cohesion theory (٤)



ارتفاع الزئبق بالأنبوبة تدريجياً (شكل ١٥) . ويرتفع الزئبق كذلك ، إذا وضعنا مكان الساق النباتية أنبوبة خزفية ممتلئة بالماء . أى أن نتح الماء من الخلايا الورقية الحية ، وكذلك تبخيره من جدار الأنبوبة الخزفية المبلل ، يولد كل منهما قوة شدد في الأعمدة السائلية تؤدي إلى حركتها إلى أعلى .

ويلاحظ أن مسام الأنبوبة الخزفية تكون ممتلئة بخيوط مائية دقيقة ، ويرتفع الماء داخل هذه المسام بنفس الطريقة التي يرتفع بها في الأنابيب الشعرية الزجاجية . ومعلوم أن المادى الذى يرتفع إليه السائل فى مثل هذه الأنابيب يتناسب عكسياً مع أقطارها ، فمثلاً يرتفع الماء ٣ سم فى أنبوبة زجاجية شعرية قطرها ١ مم و ٣٠ سم عند ما يكون القطر ٠.٠١ مم و ٣.٠٠ سم عند ما يكون ٠.٠٠١ مم وهلم جرا .

شكل (١٥) - تجربتان لإيضاح أن نتح الماء وكذلك تبخيره يولدان قوة شديدة تسبب إصعاد السوائل (الماء والزئبق) فى أنابيب زجاجية رأسية.

ويرتفع الماء ٣ سم فى أنبوبة زجاجية شعرية قطرها ١ مم و ٣٠ سم عند ما يكون القطر ٠.٠١ مم و ٣.٠٠ سم عند ما يكون ٠.٠٠١ مم وهلم جرا .

ويسبب ارتفاع الماء داخل المسام الخزفية الدقيقة حركة العمود السائلى ، المالى لتجويف الوعاء الخزفى وأنبوبة التوصيل الزجاجية . حركة علوية . أى أن هذا العمود يشدد إلى أعلى . ويعزى سريان قوة الشدد على طول العمود السائلى (الماء والزئبق) ، مع استبقائه لتواصل جزيئاته ، إلى قوتين عظيمتين : قوة التماسك (١) بين جزيئات الماء بعضها مع بعض ، وقوة التلاصق (٢) بين جزيئات الماء والأطوار الأخرى المتصلة به (الجدار الخزفى والزجاج والزئبق) . ويؤدي استمرار فقد الخيوط المائية المسامية لبعض مائها ، بطريق التبخير من سطوح نهاياتها المقعرة ، إلى تحرك الماء كله إلى أعلى حركة كتلية ، تستمر طالما احتفظ العمود السائلى بتواصله .

وقد ذهب ديكسون إلى القول بأن مثل هذا يحدث في الساق النباتية المورقة ،
إذ عندما تفقد الخلايا الورقية الناتحة بعض مائها ، يجذب الماء داخل مسام الجذر
الخلوية - التي لا تتجاوز أقطارها الدقيقة الأبعاد الجزيئية - بقوة شديدة ، تسكنى
حمل أعمدة مائية يزيد ارتفاعها كثيراً عن نظائرها في أعلى النباتات . وتسرى قوة
الشد خلال الماء الذي يملأ جدر وفجوات الخلايا الورقية ، فالأعمدة السائلة
بالأوعية الخشبية ، فالعمود السائل بأنبوبة التوصيل .

وفي النبات الكامل ، تنتقل قوة الشد على طول الأعمدة العصارية بالأوعية
الساقية ، فالجذرية ، حتى تصل إلى مستوى منطقة الامتصاص . وعند هذا المستوى
تفنى قوة الشد إلى سحب الماء وتحركه حركة جانبية من محلول التربة .
وإذن يتوقف انتقال الماء من التربة إلى النبات على قوة شديدة ، محاماً الأجزاء
الخشبية ويسببها النتح ، وعلى قوة تماسك العصارة الخلوية وقوة تلاصقها مع
الجدر الخلوية .

وواضح أنه يلزم لإمساك عمود مائي طوله ٢٥ متراً ، مثلاً ، في وضع رأسى
ثابت ، شد قيمته ٢٤ ص ح . أما في شجرة طولها ٢٥ متراً كذلك ، فليتعين أن
يكون الشد بالعصارة النباتية أعلى مما يكفي لمجرد حمل الأعمدة العصارية ، وذلك
لكى يتحرك الماء إلى أعلى بمعدل يكفي للتغلب على مقاومة الجدر في الأوعية ،
ويكفي كذلك لاحتفاظ الخلايا الناتحة بدرجة امتلاء مناسبة . وقد دلت نتائج
بعض التجارب العملية على أن قوة الشد اللازمة لتحريك العصارة في أطوال
معلومة من سوق نباتية معينة ، بمعدل تيار النتح ، تبلغ تقريباً ضعف قوة الشد
اللازمة لمجرد إمساك أعمدتها العصارية في وضع رأسى ثابت ضد الجاذبية الأرضية .
يؤخذ مما تقدم ، أن شداً قيمته حوالى خمسة ضغطوط جووية يكفي لإصعاد الماء
بمعدل مناسب إلى قمم الأشجار التي يصل علوها إلى نحو ٢٥ متراً . أما في الأشجار
الشاهقة كشجرة « دير » (١) التي يجاوز ارتفاعها مائة من الأمتار فيلزم أن تربو
قوة الشد التي تسكنى لإصعاد العصارة النباتية بمعدل النتح عن عشرين ضغطاً جوياً .
ولاختبار مدى قوى التماسك والتلاصق ، وهل قيمتهما من الارتفاع بحيث
تكفيان لعمود الأعمدة السائلة وبقيائها صحيحة ، فلا ينقطع تواصلها عند شدها

يمثل تلك الشدود أو بأعلى منها ، ووضع حجم من الماء (وليكن ح سم^٣) في أنبوبة شعرية سميكة الجدار في و^١ سم . ثم سخن الماء الى و^٢ سم . وهي الدرجة التي ملأ الماء عندها الأنبوبة (وليكن حجمه إذ ذاك ح سم^٣) . ثم لحث الأنبوبة وبردت الى و^٣ سم . فظل الماء مائلاً للأنبوبة عند هذه الدرجة ، ولم ينخفض الى حجمه الأصلي . أى أن الماء الذى كان يشغل حيزاً قدره ح سم^٣ في و^١ سم . أصبح شاغلاً . وهو يعانى حالة شد . لحيز قدره ح سم^٣ في نفس درجة الحرارة . وقد أمكن تقدير قيمة هذا الشد بحساب الضغط اللازم لخفض حجم الماء من ح سم^٣ الى ح سم^٣ في و^١ سم .

ويؤخذ من حساب هذا الضغط - باستعمال أطوال مختلفة من الأنابيب وأحجام مختلفة من الماء - أن الشدود التي يصمد لها الماء ، محتفظاً بتواصله ، قد تجاوز كثيراً مائة من الضغوط الجوية . أى أن قوى التماسك بين الجزيئات المائية ، والتلاصق بينها وبين الزجاج تكفيان لاستبقاء العمود المائى متواصلاً تحت شدود أعلى من مائة ضغط جوى .

ويأجرا تجارب مماثلة بالعصارة النباتية ، وجد أنها قد صمدت لشدود جاوزت مائتين من الضغوط الجوية . ويحتمل أن تكون المواد الدائمة في العصارة النباتية قد صمدت زيادة قوة تماسكها .

ويؤخذ من نتائج هذه التجارب أن هذه الخاصية الطبيعية للسوائل تسكنى لإصعاد الماء بمعدل مناسب إلى قمم أعلى الأشجار .

وقد توجد . إلى جانب القوة الطبيعية السالفة الذكر ، قوى شديدة أخرى فعالة . ففي الأنسجة الذابلة تنشأ قوى امتصاص تتزايد تدريجياً ، فتؤدى إلى سحب الماء من الأوعية إلى أن تتوازن الشدود القائمة فيها مع ضغوط الامتلاء (١)

(١) عند ما يتناقص حجم الماء داخل الخلايا الذابلة تنجذب جدرانها نحو الداخل بفعل قوة التلاصق بين الماء والجدر ، ويؤدى الشد المضاد الذى توقعه هذه الجدر على الماء إلى جعل الماء فى حالة شد . وفى مثل هذه الحالات تكون قيمة الضغط الجداري ، وبالتالي ضغط الامتلاء ، سلبية

ص = ص - (- ح)

أى أن قوة امتصاص الخلية تساوى الضغط الأزموزى مضافاً إليه قيمة الشد الواقع على الماء .

في الخلايا المتاخمة . وتتولد في المناطق القمية للأفرع ، وفي البراعم المفتوحة ، وفي الأنسجة الثانوية الناشئة ، قوى تشرية وقوى امتصاص أزموزية تؤدي إلى سحب الماء نحو الخلايا المتكونة حديثاً أو الآخذة في النمو .

ومن الظواهر التي تعزى إلى المنافسة بين شتود متباينة وغير متكافئة ، تعمل معاً في الأعمدة العصارية ، ما يلاحظ عادة من وجود علاقة عكسية بين معدل النتج والنمو في المناطق النامية نتيجة للتنافس بين الشدين النتحي والامتصاصي . وقد يحدث أيضاً ، أثناء فترات الجفاف ، أن تدبل أوراق النبات المظلمة أثناء النهار ، بينما تظل أوراقه المعرضة لأشعة الشمس المباشرة غضة . وتفسر هذه الظاهرة بأن الشتود النتحية الهائلة ، الصادرة من الأوراق المعرضة للشمس ، تؤدي إلى سحب الماء من أوعية التوصيل في الجانب المظلم من النبات .

العوامل التي تؤثر في معدل الامتصاص

(١) درجة حرارة التربة

تؤثر درجة حرارة التربة تأثيراً بالغاً في معدل امتصاص الماء ، فيتناقص هذا المعدل كلما انخفضت درجة الحرارة . وقد أوضحت التجارب العملية أنه يمكن جعل بعض النباتات تدبل بخفض درجة حرارة الماء حول جذورها ، وأن أعراض الذبول تزول بمجرد رفع درجة الحرارة .

ولا يرجع هذا التناقص إلى خفض معدل انتشار جزيئات الماء فحسب ، لأن المعامل الحراري لعملية الانتشار الطبيعية يبلغ ، كما ذكرنا ، حوالي ١,٢ — ١,٣ . أي أنه لكل ارتفاع في درجة الحرارة قدره ١٠°م. يزيد معدل الانتشار ١,٢ إلى ١,٣ مرة . في حين أن معدل امتصاص الأنسجة النباتية للماء يزداد بأسرع من ذلك كثيراً ، كما يتبين من النتائج المدونة بالجدول التالي :

الجزر	البطاطس	درجة الحرارة
١٠٣	٣٠٠	١٠° — ٢٠° م.
١٠٦	٢٠٧	٢٠° — ٣٠° م.

جدول (١) — المعاملات الحرارية لامتناس أنسجة البطاطس والجزر .

ومرد هذا الاختلاف بين عمليتي الانتشار والامتصاص إلى أن للدرجات الحرارية تأثيراً في خواص البروتوبلازم . ففي الدرجات الواطئة تزداد خشونة البروتوبلازم ، وهذه الزيادة من شأنها أن تضعف معدل نفاذ الماء خلاله ، سيما إذا تغير البروتوبلازم من حالة السيولة إلى حالة التماسك .

ولعل تساقط أوراق بعض نباتات المناطق المعتدلة في فصل الخريف هو مجاوبة طبيعية من مثل هذه النباتات مع الظروف البيئية القائمة ، إذ أن برودة التربة تؤدي إلى ضعف امتصاص الماء منها ، وعدم تكافؤ كمية الماء الممتصة مع كميته المفقودة عن طريق النتح من الأجزاء الخضريّة تحت تأثير أشعة الشمس أثناء النهار ، فيهبط المحتوى المائي لأنسجة النبات هبوطاً كبيراً . فالتربة الباردة تعتبر ، من الوجهة الفسيولوجية ، «جافة» بالرغم من تشبعها بالماء .

(٢) تركيز محلول التربة

تنخفض مقدرة المجموع الجذري للنبات على امتصاص الماء كلما زادت كمية الأملاح الذائبة في محلول التربة . وعند ما يتساوى الضغط الأزموزي لهذا المحلول (صه) مع قوة امتصاص (صه — ح) الخلايا الجذرية ، فمن الوجهة النظرية البحتة ، لا يمتص الماء ، بل يذبل النبات .

إلا أن التجارب العملية تدل على أن للنباتات — وبخاصة قاطنة المستنقعات والشواطئ المالحة — قدرة متفاوتة على التغلب على صعوبة الامتصاص الناشئة من زيادة تركيز الأملاح في التربة ، وذلك بزيادة تركيز عصير خلايا مجموعها الجذري ، بحيث قد يجاوز ضغطه الأزموزي مائة من الضغوط الجوية .

والمعتقد أن هذه الزيادة ترجع ، أكثر ما ترجع ، إلى انتشار جزيئات بعض الذائبات إلى داخل الخلايا الجذرية ، فيرتفع ضغط عصيرها الخلوي ، ومن ثم قوة امتصاصها الأزموزية .

وفي إحدى التجارب ، غمس المجموع الجذري لبعض النباتات في محلول ملحي ، فنقص معدل امتصاصه للماء نقصاً واضحاً . وعند نقل المجموع الجذري من الوسط الملحي إلى الماء النقي ، زاد معدل الامتصاص حتى جاوز (بمقدار ٤٠ — ٥٠ ٪) القيمة الأصلية . إلا أن هذه الزيادة قد تناقصت تدريجياً مع استطالة مكثته في الماء ، مما يوحي بانتشار الملح نحو الداخل من المحلول الخارجي في الحالة الأولى ، وانتشاره نحو الخارج إلى الماء النقي في الحالة الثانية .

(٣) المحتوى المائي للتربة

ينخفض معدل الامتصاص كلما انخفض المحتوى المائي (في حدود مجال معين) للتربة . ولا يستطيع المجموع الجذري للنبات أن يمتص جميع الماء الموجود في التربة ، لأن هناك بعض العوامل التي تساعد التربة على الاحتفاظ بجزء من مائها وهي :
 أ — الضغط الأزموزي لمحلول التربة : وهذا من شأنه أن يضعف قوة امتصاص الخلايا الجذرية .

ب — الجاذبية الأرضية : وهي تعمل على شد الماء إلى أسفل نحو مستوى الماء الأرضي .

ج — القوة التشريرية لجزيئات التربة : وهي القوة التي يتجمع بها الماء تجمعاً سطحياً حول جزيئات التربة في صورة أغشية رقيقة ليست طليقة . وتزيد هذه القوة السطحية كلما رقت الأغشية المائية .

ويطلق على مجموعة هذه العوامل التي تساعد على مقاومة امتصاص الماء من التربة وطاقة الاستمساك المائي^(١) للتربة . ويطلق على الماء الذي يتعذر على النبات امتصاصه من التربة « الماء غير الميسور »^(٢) ، وعلى الماء الممكن امتصاصه « الماء الميسور »^(٣) .

ولتقدير كمية الماء غير الميسور في التربة ، يوقف رى هذه التربة بعد أن تبلغ النباتات النامية بها حجماً مناسباً . وفي الوقت الذي تبدأ فيه النباتات في الذبول ، تقدر كمية الماء المتبقية في التربة ، بأخذ عينة منها وتحقيفها عند درجة ٥١٠٠ م. والمفروض أن هذه القيمة تدل ، على وجه التقريب ، على كمية الماء غير الميسور في التربة ، وإن كانت في الواقع تمثل كمية الماء الذي في التربة عندما يضعف الامتصاص عن المعدل السكافي لمنع الذبول . ولذلك يطلق على هذه النسبة من الماء منسوبة إلى وزن التربة الجفاف « معامل الذبول » (١) للتربة .

ويتراوح هذا المعامل بين ١ - ٣٪ في التربة الرملية و ٥ - ١٠٪ في التربة الطينية . ويزيد عن ذلك كثيراً في أنواع التربة المختلفة الغنية بالمركبات العضوية ذات الطبيعة الغروية .

(٤) المحتوى الأكسجيني للتربة

عملية الامتصاص عملية حيوية ، يشترط لأدائها أن تتوفر حول المجموع الجذري للنبات جميع العوامل التي تكفل حيوية البروتوبلازم ونشاطه . فقد ثبت بالتجربة أنه عند حرمان المجموع الجذري من الأكسجين ، أو إحاطته بإحدى المركبات السامة كالكلورفورم ، فإن عملية امتصاص الماء ، كغيرها من العمليات الحيوية الأخرى ، تتوقف توقفاً تاماً .

من ذلك تتضح ضرورة تهوية التربة ، واحتواء الهواء الذي يتخلل مسامها على نسبة عالية من الأكسجين . أما إذا كانت التربة شديدة التماسك ، أو مغمورة بالماء ، فإن النباتات تنمر بها نمواً ضعيفاً ، أو قد تهلك هلاكاً تاماً قبل أن تستكمل دورة حياتها . وتلاحظ هذه الظاهرة غالباً في الحفر الأرضية الواطئة التي يظل الماء فيها راكداً . وبما يجدر ذكره أن ما يضر النبات بالفعل ليست هي السمية الزائدة من الماء ، وإنما هو فقد الأكسجين الناتج من غمرها بالماء ، لأن النباتات تنمو نمواً كاملاً في المزارع المائية ، متى مرر تيار هوائى في المحاليل ، أو جددت المحاليل من وقت لآخر .

وقد يترتب أيضاً على عدم تهوية التربة أن تنغير العمليات البكتيرية المتنوعة التي تتم في التربة تغييراً بالغاً ، وقد تحل عملية الاختيار اللاهوائي محل عملية التأكسد ، مما يؤدي إلى تراكم منتجات ضارة في التربة تسمم المجموع الجذري للنبات ، وتوقف عملية امتصاص الماء .

غير أن أنواعاً خاصة من النباتات تنمو بمثل هذه الأوساط ، وتكون لجذورها مناعة ضد مركبات التربة السامة ، كنباتات المستنقعات . وفضلاً عن ذلك ، فإنه يوجد بأعضائها فجوات هوائية تساعد على إمداد الجذور والريزومات ببعض الأكسجين .

امتصاص العناصر

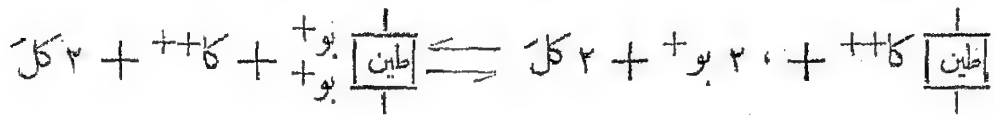
يمكن فصل المادة الجافة المتخلفة من أى نسيج نباتى ، بعد تجفيفه فى فرن ، بطريقة تحليلية بسيطة إلى جزئين : جزء قابل للاحتراق يمثل المادة العضوية ، وجزء غير قابل للاحتراق يسمى « الرماد » ^(١) ويمثل على وجه التقريب الأملاح المعدنية التى امتصها النبات من التربة . والعناصر المعدنية لا توجد فى الرماد بحالة نقية ، بل تكون غالباً على هيئة أكاسيد . وتتوقف القيمة الفعلية للمحتوى الرمادى لأى نسيج نباتى على درجة حرارة حرقه ، لأن جزءاً من بعض العناصر يفقد عادة بالتسامى أو التبخير ، كما فى حالة الكلور والكبريت ، وإلى حد ما البوتاسيوم والكالسيوم والفوسفور وغيرها .

ويختلف المحتوى الرمادى الكلى للأنسجة النباتية من كسر من ٠.١ إلى ١٥ ٪ . أو أكثر من الوزن الجاف للمادة النباتية . فالثمار الطرية والأنسجة الخشبية يكون محتواها الرمادى عادة منخفضاً (أقل من ٠.١ ٪) ، بينما يكون محتوى الأوراق الرمادى عالياً نسبياً (يزيد غالباً عن ١٠ ٪) .

ويحصل النبات على الأملاح غير العضوية بامتصاصها من محلول التربة . وفضلاً عن الأملاح الذائبة فى المحلول ذاته ، فإن العناصر الأساسية لنمو النبات يحصل عليها أيضاً من انحلال البقايا النباتية والحيوانية الموجودة فى التربة ، ومن معدن الطين نفسه . فالخواص الطبيعية الكيماوية الأساسية لمعظم أنواع التربة ترجع على الأكثر إلى الجزء الطينى منها ، ماعداً أنواع التربة الغنية نسبياً بالمركبات العضوية ، حيث تقوم هذه بدور هام فى تحديد خواص التربة وتزويد محلولها بالأزوتات والفوسفات والكبريتات . ويتألف جزء التربة الطينى من دقائق ذات أحجام غروية يتروكب معظمها من سليكات الألومنيوم وهى ذات تركيب بالمورى معين .

وتحمل الدقائق الطينية الغروية على سطوحها الخارجية شحنات سالبة ، وقد يتصل بها من الخارج (على نظام الطبقة المزدوجة) كاتيونات لبعض العناصر أهمها Ca^{++} ، Mg^{++} ، Na^{+} ، K^{+} ، Ca^{++} ، Mg^{++} ، وفي أنواع التربة الغنية بالمركبات العضوية قد تتصل كاتيونات بعض العناصر بنفس هذه الطريقة بالدقائق العضوية الغروية .

وإذا عرقلت تربة محتوية على الكالسيوم ، مثلاً ، بمحلول كلوريد البوتاسيوم ، فإن بعض أيونات البوتاسيوم (K^{+}) المضافة تحمل محل أيونات الكالسيوم (Ca^{++}) المرتبطة بالدقائق الطينية ، حيث تنطلق كمية مكافئة منها في المحلول وتتحد مع أيونات الكلور المتبقية ، ويمكن إيضاح مثل هذا التفاعل :



وعلى هذا النحو تتأثر العلاقات بين محلول التربة ومعقداتها الغروية وبين الذائبات المتأينة المضافة من الخارج ، أو المنطلقة من الخلايا الجذرية أو المتعضيات الدقيقة (١) الموجودة بالتربة . مما يؤدي إلى فسكك (٢) كاتيونات بعض العناصر من معقد الطين ، حيث يتاح للنبات امتصاصها .

ومن المسلم به ، بوجه عام ، أن الأملاح الممتصة تنتشر خلال البروتوبلازم على صورة أيونية ، أى أنها تتجزأ ثم تمتص أيوناتها ومع ذلك فقد دلت بحوث كثيرة (٣) على أن مركبات معينة يمتصها النبات على صورة غير متجزئة .

وخضوعاً لقوانين الانتشار البسيط ، تنتشر أيونات أو جزيئات الذائبات من محلول التربة ، حيث يكون تركيزها عالياً ، إلى فجوات الخلايا الجذرية . وعلى فرض بقاء هذه الدقائق المنتشرة طليقة في العصير الخلوي ، فإن عملية الانتشار تستمر إلى أن تدرك حالة الاتزان التي يتوقف عندها دخول الذائب .

(١) Micro-organisms

(٢) Elution وهى بعكس معنى Adsorption .

(٣) منها أبحاث أوسترهاوت (١٩٢٥) ، وأوسترهاوت وكاميرلنج وستانلى (١٩٣٤) .

أما إذا استبعدت الدقائق المنتشرة ، كلها أو بعضها ، من مجال الانتشار عن طريق ترسيبها ، أو اتحادها اتحاداً كيمياوياً بسيطاً ، أو استهلاكها في عمليات التحول الغذائي ، أو تجمعها على بعض السطوح البينية ، أو غير ذلك من الوسائل ، فإن تركيز الذائب في العصير الخلوي يظل منعداً أو منخفضاً بالنسبة لتركيزه في الوسط الخارجي ، مما يؤدي إلى استمرار دخول الذائب بالخلية دون الوصول إلى حالة الاتزان . فإذا غمرت خيوط الطحلب « سميروجيرا » في محلول مخفف من أزرق الميثيلين ، فإنه يلاحظ اختفاء اللون الأزرق تدريجياً من المحلول إلى أن يزول نهائياً ، بينما تتلون محتويات الطحلب باللون الأزرق نتيجة لاتحاد أزرق الميثيلين كيمياوياً مع بعض المركبات الفينولية ، الموجودة بالعصير الخلوي .

ويستدل من تحليل بعض الأنسجة النباتية على أن تركيز بعض العناصر أو الأيونات في العصير الخلوي يزيد عن تركيزها في الوسط المحيط بها . وقد كانت تفسر هذه الظاهرة بأن جزءاً من الأيونات قد استبعدت بوسيلة ما ، بحيث أن تركيز الأيونات الطليقة بالعصير الخلوي لم يكن يتجاوز مطلقاً تركيزه في الخارج . إلا أنه ثبت — في بعض حالات على الأقل — أن الذائبات قد توجد بحالة طليقة في العصير الخلوي بتركيز أعلى من تركيزها في البيئة المحيطة ، مما يدل على أن عملية امتصاص العناصر ليست من البساطة بحيث تخضع لمقتضيات قوانين الانتشار البسيط .

وقد دلت نتائج كثير من التجارب العملية على أن خضوع الذائبات الممتصة لقوانين الانتشار البسيط قد يتحقق في حالة عدد من الذائبات غير المتجزئة . أما الذائبات التي تتأين في المحلول ، فإن دخولها الخلية النباتية لا يمكن تفسيره كالاتشار البسيط لمادة ما خلال أحد الأغشية من منطقة تركيز أعلى إلى منطقة تركيز أوطأ ، لأنه ثبت عملياً أن أيوناً الملح الواحد قد تمتصهما الخلية بنسبتين مختلفتين ، كما ثبت أيضاً أن انتشار أيونات مثل هذه المواد إلى داخل الخلية يستمر نحو حالة من الاتزان ليست هي تساوي التركيزين داخل وخارج الخلية ، بل قد يختلفان اختلافاً كبيراً .

وبالتحليل السكيموي لعصير خلايا الطحلب البحري « فالونيا » ، أمكن مقارنة

تركيز بعض الأيونات في هذا العصير مع تركيزها في ماء البحر الذي يعيش فيه الطحلب ، كما يتبين من الجدول التالي :

أيونات	أجزاء في الألف	
	ماء البحر	العصير الخلوي
ص +	١٠٠٩	٢٠١
بو +	٠٠٤٦	٢٠٠١٤
كا ++	٠٠٤٥	٠٠٠٧
مغ ++	١٠٣١	أثارة
كل '	١٩٠٦	٢١٠٢
كب ا'	٣٠٣٣	٠٠٠٠٥

جدول (٢) — يوضح اختلاف التركيب الأيوني لعصير خلايا « فالونيا » وماء البحر .

وتدل هذه الأرقام على أن بعض العوامل قد أوقفت انتشار أيونات الصوديوم والكالسيوم والمغنيسيوم والكبريتات قبل أن يتساوى تركيزها في العصير الخلوي مع تركيزها في ماء البحر ، بينما يكاد يتساوى تركيز أيونات الكلور في كل منهما . أما البوتاسيوم فقد بلغ تركيزه في العصير الخلوي أكثر من أربعين ضعفاً بالنسبة لتركيزه في ماء البحر .

ويلاحظ أن جميع البوتاسيوم قد وجد في العصير الخلوي على حالة كلوريد ، وبذلك ينتج تحليل تراكم هذا العنصر باتحاده مع مركبات أخرى .

وقد تبين من نتائج تجارب أخرى أجريت على الطحلب المائي « نايتيلا » (١) أن درجة التوصيل الكهربائي للعصير الخلوي أعلى خمساً وعشرين مرة من درجة توصيل ماء البركة الذي يعيش فيه الطحلب ، فدل ذلك على تراكم الأملاح غير العضوية بالفجوات الخلوية ، حيث تأيذت وبقيت أيوناتها منتشرة وغير متجمعة تجمعا سطحياً بل طليقة في العصير الخلوي .

ويتوقف مدى الاختلاف بين تركيز الذائبات داخل وخارج الخلية على درجة التركيز الأصلية لمحاليل هذه الذائبات التي تغمر الخلية . وبتقدير التغير في درجة التوصيل الكهربائي لسلسلة محاليل أملاح فردية تغمر أقراص بعض أنسجة الإدخار النباتية (كدرنات البطاطس والجزر والبنجر والطرطوفة) يمكن ، ستايلز وكيد ، (١) من إيضاح العلاقة بين امتصاص هذه الأملاح ودرجة تركيز محاليلها . ففي المحاليل المخففة أصبح التركيز المكتسب داخل خلايا الأنسجة عدة أضعاف تركيز المحلول الخارجى . بينما حدث العكس في المحاليل المركزة ، فكان تركيز الملح في الداخل أقل من تركيزه في الخارج .

وبتعيين نسبة الامتصاص ، (٢) ، وهى النسبة بين التركيز النهائى الداخلى إلى التركيز النهائى الخارجى $\left(\frac{C}{C_0}\right)$ ، في إحدى تجاربهما التى أجريت بمحلول كلوريد الصوديوم وأقراص نسيج الجزر ، وجد أن نسب الامتصاص كانت ٤٦٠٧ ، ٢٧ ، ٣٠٥ ، ٠٠٨٣ . فى التركيزات ٠٠٠٠٠٢ ، ٠٠٠٠٢ ، ٠٠٠٢ ، ٠٠١ ، ٠٠١ س على الترتيب . ويجب أن يلاحظ أن معدل الامتصاص وكذلك الكمية المطلقة من الملح يزيدان - بمقتضى قوانين الانتشار العادى - بزيادة التركيز الأسمى الخارجى ، ولكن الكمية النسبية للملح هى التى تنقص فى التركيزات العالية فتسكون - كما بين من نتائج هذه التجربة - أعلى خمسين مرة فى التركيز الأدنى منها فى التركيز الأعلى . وبينما تراكم الملح نسبياً داخل الخلايا فى التركيزات الواطئة ، فإن نسبة الامتصاص كانت أقل من الوحدة فى التركيز الأعلى .

يتضح من استعراض هذه التجارب ونتائجها أن انتشار بعض العناصر وتراكبها داخل الخلية النباتية الحية تؤثر فيه - ما أنواع أخرى من القوى ، غير تلك التى تؤثر فى عملية الانتشار البسيط .

ولقد عنى الباحثون بدراسة هذه الظاهرة ومحاولة تفسيرها . ومن التفسيرات التى ذكرت فى هذا الصدد :

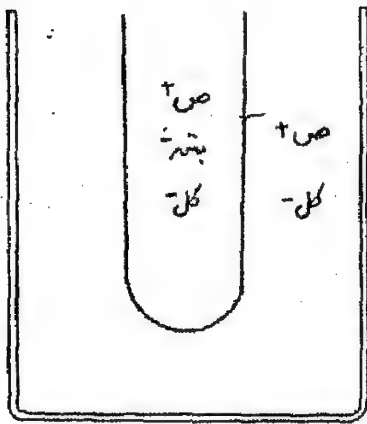
(١) أنزلة دونان^(١)

ذهب العالم « دونان » في تفسيره لاختلاف تركيز الأيونات المنتشرة على جانبي غشاء منفذ لها ، إلى أن عملية الانتشار تستمر في حالة الذائبات المتأينة نحو نقطة اتزان يتحقق عند بلوغها ما يأتي :

أ — عند نقطة الاتزان يكون حاصل ضرب تركيزات أيونات الانتشار المختلفة التكرب على أحد جانبي الغشاء مساوياً حاصل ضرب تركيزات نفس الأيونات على الجانب الآخر .

ب — عند نقطة الاتزان يكون تركيز الكاتيونات مساوياً لتركيز الأنيونات في كل من الجانبين ، سواء كانت الأيونات قابلة أو غير قابلة للانتشار ، وذلك لكي يتحقق التعادل الكهربائي في كل جانب .

ولإيضاح ذلك نفرض أن كيساً غشائياً به محلول بروتينات الصوديوم قد غمس في وعاء به محلول كلوريد الصوديوم . وعلى فرض أن الغشاء منفذ لأيوني الصوديوم والكلور ، وغير منفذ لأيون البروتين ، فعند نقطة الاتزان توجد خارج الكيس أيونات صوديوم وكلور فقط ، بينما توجد داخله أيونات صوديوم وكلور وبروتين (شكل ١٦) .



شكل (١٦)

وبقياس تركيز أيونات الانتشار على جانبي الكيس ، نجد أن :

$$[ص^+] \times [كل^-] = [ص^+] \times [كل^-]$$

ولكي يتحقق التعادل الكهربائي على جانبي الكيس ، يتعين أن يكون

$$[ص^+] = [كل^-]$$

$$[ص^+] = [ص^+] + [ص^+] = [ص^+] + [ص^+]$$

ويترتب على ذلك أن يكون :

$$[ص^{+}]و < [ص^{+}]خ$$

$$[كل^{+}]و > [كل^{+}]خ$$

وإذن توجد الأيونات المنتشرة ، عند نقطة الاتزان ، بتركيزات مختلفة على جانبي الكيس ، متى وجدت أيونات غير منتشرة في أحد الجانبين .

وعلى فرض أن تركيز المحلول الخارجى يساوى الوحدة وأنه مساو ، عند بدء التجربة ، لتركيز المحلول الداخلى ، فعند نقطة الاتزان يكون

$$(س - ١) خ \times (س - ١) و = (س + ١) و \times س و$$

حيث س تركيز الأيونات المنتشرة للداخل .

ومن هذه المعادلة ، يمكن حساب تركيز أيونى الصوديوم والكلور داخل وخارج الكيس . ويؤخذ من هذا الحساب أنه كلما زاد تركيز بروتينات الصوديوم بالنسبة لتركيز كلوريد الصوديوم ، قل دخول هذا الذائب من المحلول الخارجى كما يتبين من الأرقام المدرجة فى جدول (٣) .

التركيز النهائى لكلوريد الصوديوم		التركيز الاصلى	
المحلول الخارجى	المحلول الداخلى	كلوريد الصوديوم	بروتينات الصوديوم
٠,٥٢٤	٠,٤٧٦	١	٠,١
٠,٦٦٦	٠,٣٣٣	١	١
٠,٩١٧	٠,٠٨٣	١	١٠
٠,٩٩٠	٠,٠١٠	١	١٠٠

جدول (٣)

يتضح من هذه الأرقام أن زيادة تركيز بروتينات الصوديوم تجعل الكيس الغشائى كأنه غير منفذ لكلوريد الصوديوم ، إذ يكاد هذا الذائب أن يتوقف عن التسرب إلى داخل الكيس .

وإذا أحيط الكيس الغشائى ، المحتوى على بروتينات الصوديوم ، بذائب يختلف

كاتيونه عن كاتيون البروتينات ، مثل كلوريد البوتاسيوم ، فعند نقطة الاتزان يكون كذلك حاصل ضرب تركيزات أيونات الانتشار المختلفة المتكهرب خارج الكيس مساويا لمثله داخل الكيس . ويكون التعادل الكهربائي متحققا في الجانبين ، كما يتضح من أرقام جدول (٤) .

التركيزات النهائية							التركيز الأصلي	
في الخارج			في الداخل				كلوريد البوتاسيوم	بروتينات الصوديوم
كل /	ص +	بو +	بتن /	كل /	بو +	ص +		
٠.٥٢٤	٠.١٤٧٦	٠.٠٤٨	٠.١	٠.١٤٧٦	٠.٥٢٤	٠.٠٥٢	١	٠.١
٠.٦٦٦	٠.٢٣٣٣	٠.٢٣٣٣	١	٠.٢٣٣٣	٠.٦٦٦	٠.٦٦٦	١	١
٠.٩١٧	٠.٠٨٣	٠.٨٣٤	١٠	٠.٠٨٣	٠.٩١٧	٩.١٦٦	١	١٠
٠.٩٩٠	٠.٠١	٠.٩٨٠	١٠٠	٠.٠١٠	٠.٩٩٠	٩٩.٠٢٠	١	١٠٠

جدول (٤)

يتبين من هذا الجدول أن كاتيون الذائب الخارجي - البوتاسيوم - ينجذب إلى داخل الكيس بأيون البروتين ، وأنه بزيادة تركيز هذه الأيونات غير المنتشرة بالداخل بالنسبة لتركيز الذائب بالخارج ، يكاد يختفي البوتاسيوم اختفاء تاما (٩٩ ٪ من الكمية الأصلية) من المحلول الخارجي ويتراكم داخل الكيس ، بينما تكاد أيونات الكلور تحجز حجراً تاماً خارجه ، بالرغم من أن كلا من الأيونين يمر بسهولة خلال الكيس الغشائي ، ولا يدخل في تفاعلات كيميائية بالداخل .

وبطريقة مماثلة ، يمكن تفسير تراكم أنواع مختلفة من الأيونات داخل الخلايا النباتية المحتوية على كميات هائلة من المواد البروتينية . ومن طبيعة هذه المواد أنها تنصرف كمقويات إذا وجدت في وسط حامضي ، وكأحماض إذا وجدت في وسط قلوي . أي أن أيون البروتين يكون موجب الشحنة في الوسط الحامضي ، وسالب الشحنة في الوسط القلوي . وبذلك تستطيع مثل هذه المواد أن تؤدي إلى تراكم الكاتيونات وأيضاً الأنيونات حسب طبيعة تأينها .

وتحتوي الخلايا ، إلى جانب ذلك ، على كثير من الذائبات لمأينة ، كالأحماض

العضوية ، التي لا يسمح الغشاء البروتوبلازمي بنفاذها ، والتي يؤدي وجودها بالفجوات إلى قيام حالات اتزان دونانية بين الخلية والبيئة الخارجية ، مما قد يساعد على تراكم كثير من الأنيونات والكاتيونات داخل الخلايا بتركيزات أعلى كثيراً من تركيزاتها في البيئة الخارجية .

(٢) ازدواج طبيعة البروتوبلازم (١)

تتصرف بروتينات المادة البروتوبلازمية ، كغيرها من المواد البروتينية ، كأيونات أو كاتيونات ، ويتوقف ذلك على تركيز الأيون الإيدروجيني بالوسط الذي توجد به . ويطلق على قيمة الأس الإيدروجيني التي يتساوى عندها عدد كاتيونات مثل هذه المواد وأنيوناتها « نقطة التعادل الكهربائي أو نقطة الحياد » (٢) . وعلى الجانب الحامضي من هذه النقطة يحمل أيون البروتين شحنة موجبة ويتحد مع الأنيونات ، بينما يحمل على جانبها القلوي شحنة سالبة ويتحد مع الكاتيونات .

وقد يكون لتصرف بروتينات المادة البروتوبلازمية المزدوج تأثير في امتصاص الأيونات من بيئة الخلية . فقد يتصل بروتوبلازم الخلية النباتية ببيئة خارجية متعادلة أو قلوية بالنسبة له ، بينما يتصل من الداخل بالعصير الخلوي الذي يكون عادة على الجانب الحامضي من نقطة تعادله الكهربائي . وتؤدي حركة البروتوبلازم الدورانية في الخلية إلى اتصال كل جزء منه ، على التعاقب ، بالبيئة الخارجية . وعند الاتصال بهذه البيئة يكون البروتوبلازم على الجانب القلوي من نقطة تعادله فيتحد بالكاتيونات ، ويطلق الأنيونات . أما عندما يعود البروتوبلازم للاتصال بالعصير الخلوي الحامضي فإنه يطلق كاتيوناته ، ويتحد مع الأنيونات .

وبهذه الطريقة يمكن ، إلى حد ما ، التعامل لتراكم الكاتيونات داخل الخلايا .

(٣) الضغط الجبوي

دلت نتائج التجارب التي أجريت على أنسجة الادخار على أن الخلايا النباتية الحية تتمتع بأيونات الأملاح الذائبة من تركيزات جد منخفضة ضد مقتضيات قوانين

Amphoteric nature of protoplasm (١)

Isoelectric point or neutral point (٢)

الانتشار البسيط، وأن هذه الذائبات الممتصة قد يطرد تراكمها (كاتيونات الذائب وأنيوناته) داخل فجوات الخلايا . تحت ظروف مناسبة ، حتى تصل « نسبة امتصاص » بعضها إلى أكثر من ١٠٠٠ ، مما يقصر اتزان دونان وحده ، أو نقط التعادل الكهربائي للبروتينات ، أو غيرهما من التفسيرات ، عن التعليل لهذا التراكم تعليلًا كافيًا .

يبد أن اطراد التراكم الملحي لا يحدث إلا متى كانت الخلية تحت ظروف تكفل كمال حيويتها وازدهار نموها ، كتوافر الأكسجين ، والطاقة الضوئية (في حالة الأنسجة الخضراء) ، مما يوحي بأن هذا من خصائص الخلية الحية فقط ، وأنه مرتبط ارتباطًا وثيقًا بنشاطها الحيوي . وما يعزز ذلك تنابع الأدلة العملية على أنه إذا لم يتوافر تركيز مناسب من الأكسجين حول أنسجة الادخار مثلاً ، فإنه يحدث أن تنتشر الذائبات من داخل الأنسجة إلى المحاليل الغذائية التي تغمرها ، مما يؤدي إلى موت الأنسجة موتًا عاجلاً . أما إذا توافر الأكسجين حول تلك الأنسجة ، فإن امتصاص الذائبات من المحاليل الغذائية يستمر لفترة طويلة . وتستطيل هذه الفترة متى كانت وسائل تهوية المحاليل الغذائية مكفولة على الوجه الأكمل . وقد بلغت فترة الامتصاص في حالة جذر البنجر مثلاً حوالي ثلاثة أسابيع .

وقد وجد « ستايلز وكند » في تجاربهما السالفة على أنسجة الادخار أنه عند قتل الأنسجة قبل وضعها في محاليل الاختبار الملحية ، قاربت « نسبة الامتصاص » الوحدة .

وأبان « ستوارد وأعوانه »^(١) أن أيونات البوتاسيوم والبروم قد تمتصها أقراص أنسجة الادخار ، أو الجذور النباتية ، تحت الظروف المثالية للنمو ، ضد مقتضيات قوانين الانتشار حيث تتركز داخل الأنسجة . كما سجلوا تلك المشاهدات الهامة وهي خفض معدل التنفس والامتصاص الملحي معاً على أثر إنقاص تركيز الأكسجين في البيئة ، وخلصوا من ذلك إلى أن تركيز الأكسجين هو أحد العوامل التي قد تسيطر على معدل الامتصاص الملحي (انظر جدول ه) .

الطرطوفة			الجزر			نسبة الأكسجين المئوية
الامتصاص النسبي — بر	الامتصاص النسبي + بو	التنفس النسبي	الامتصاص النسبي — بر	الامتصاص النسبي + بو	التنفس النسبي	
١٧	١٢	٦٣	٤٢	٢٢	٤٤	٢٠,٧
٧٦	٧٤	٨٥	٨٦	٩٦	٧٨	١٢,٢
١٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠	٢٠,٨
١٠٣	١٠٠	١١٢	١١٨	١١٧	١٠٦	٤٣,٤

جدول (٥) — يوضح تأثير تركيز الأكسجين في معدل الامتصاص النسبي للبوتاسيوم والبروم بأقراص الجزر والطرطوفة من محلول ٠,٠٠٠٧٥ م من بروميد البوتاسيوم عند درجة ٢٣° م ، وفي معدل التنفس النسبي لهذه الأقراص (من أبحاث ستيوارد وأعوانه) .

ويرى ستيوارد أن إسناد تراكم السكاينونات والانيونات إلى استهلاك الخلية الحية للطاقة في أداء هذه العملية أكثر احتمالاً من إرجاع هذا التراكم إرجاعاً كلياً إلى تبادل أيونات الإيدروجين والبيكرونات الناتجة من ثاني أكسيد الكربون التنفسي مع أيون البوتاسيوم والبروم .

على أن العلاقة بين التنفس والامتصاص قد يكون مردها إلى اعتماد كلتا هاتين العمليتين الحيويتين على نشاط البروتوبلازم الذي يتعين لقيامه توافر الأكسجين حول الخلايا الحية ، إما لأن التنفس الهوائي ضروري للاحتفاظ بحيوية البروتوبلازم ، وإما لأنه في غياب الأكسجين يؤثر تجمع ثاني أكسيد الكربون وغيره من منتجات التنفس اللاهوائي تأثيراً ضاراً بالبروتوبلازم .

والخلاصة أن النشاط البروتوبلازمي قد يسيطر على عملية امتصاص الذائبات سيطرة تطفئ على فعل قوانين الانتشار وحالات الاتزان الطبيعية التي تحدد أصلاً العلائق بين الخلايا النباتية وذائبات المحاليل . وعند ما يضار هذا النشاط ، تتأثر جميع العمليات الحيوية المعتمدة على البروتوبلازم ، ومن بينها عملية الامتصاص .

النتح

النتح هو فقد النبات للماء على هيئة بخار من أجزائه الخضرية ، أى من الساق والأوراق ، إلا أن معظم النتح يكون من الأوراق .
ويفقد النبات مقادير كبيرة من الماء عن طريق النتح ، فقد قدر ما يفقده الفدان الواحد من القطن المصرى بخمسين طناً من الماء فى اليوم الواحد ، أى يبلغ ما يفقده النبات الواحد حوالى ٦٢٥ سم^٣ مياً .

النتح الأدمى والنتح الثغرى

يفقد النبات بعض مائه عن طريق الجدر الخارجية لخلايا البشرة على هيئة بخار يتسرب خلال الأدمة (١) ، ويسمى هذا النوع من النتح « النتح الأدمى » (٢) .
ويتوقف معدل النتح الأدمى على سمك الأدمة . فـ يكون هذا المعدل مرتفعاً فى الأوراق الحديثة التكوين ، وكذلك فى الأوراق المسنة التى تظل أديمها رقيقة .
بينما يـؤدى تغلظ الأدمة أو تغطيتها أحياناً بطبقة شمعية أو راتنجية إلى توقف فقد الماء خلالها .

غير أن معظم ما يفقده النبات من الماء إنما يتبخر من جدر خلايا النسيج الميزوفيلالى ، حيث ينتشر البخار المائى خلال المسافات البينية والغرف الهوائية ، ثم إلى الجو الخارجى خلال فتحات الثغور . ويسمى هذا النوع من النتح « النتح الثغرى » (٣) .

الجهاز الثغرى

توجد بين خلايا البشرة مجاميع ثنائية من الخلايا ، تتميز عما جاورها من الخلايا بشكل خاص وباحتوائها على بلاستيدات خضراء . وتكون كل مجموعة منها جهازاً يسمى « الجهاز الثغرى » (٤) .

ويتسكون الجهاز الثغرى من خليتين تسميان « بالخليتين الحارستين » (١) ، بينهما فتحة يقال لها « فتحة الثغر » (٢) .

وتتغير سعة فتحة الثغر بتغير حجم الخلايا الحارسة وشكلها ، إذ يؤدي امتلاء هذه الخلايا إلى تورها وتغير شكلها نظراً لتغلظ جدرانها تغليظاً غير عادى ، فتتباعد الجدران المواجهة لفتحة الثغر ، وتزيد سعة الفتحة . بينما يؤدي خفض المحتوى المائى للخلايا الحارسة إلى ارتخائها وتغير شكلها ، فتتقارب جدرانها المتقابلة ، وتضيق فتحة الثغر .

(٣)

السعة النسبية للغور

يلاحظ أن المساحة التى تشغلها فتحات الغور تبلغ من ١ — ٢ ٪ فقط من مساحة السطح السكى للورقة النباتية . ومع ذلك فإن انتشار البخار المائى خلال الغور يتم بمعدل يقرب — فى بعض الحالات — من معدل انتشاره فيما لو كانت البشرة غير موجودة . وكان النسيج الميزوفيللى متصلاً بالجو الخارجى اتصالاً مباشراً .

وقد تبدو هذه الحقيقة غير معقولة ، إلا أن تقديرات المقارنة بين معدل فقد الماء (د) من سطح ورقى معين وبين معدل التبخير (ت) من سطح مائى مماثل مكشوف تحت ظروف موحدة ، تدل على أن « النتح النسبى » (٤) $(\frac{D}{T})$ يبلغ فى المتوسط ٠.٠٥ ، وقد يصل فى بعض أنواع النباتات إلى ٠.٨ ، ٠.٩ . أى أن بخار الماء ينتشر خلال الغور بمعدل يزيد ، على الأقل خمسين مرة ، عن معدل انتشاره من مساحة مساوية من سطح تبخير معرض للجو مباشرة . ومن الواضح أنه لو كان النتح متناسباً مع مساحة الفتحات الثغرية لما تجاوزت قيم النتح النسبى ٠.٠١ - ٠.٠٢ .

ويرجع هذا إلى خواص انتشار الغازات ، بصفة عامة ، خلال الفتحات الدقيقة . إذ أن معدل انتشارها خلال فتحات مختلفة السعة لا يكون متناسباً مع مساحة هذه الفتحات إلا عند ما تكون أبعادها كبيرة جداً فقط . أما فى حالة الفتحات الدقيقة

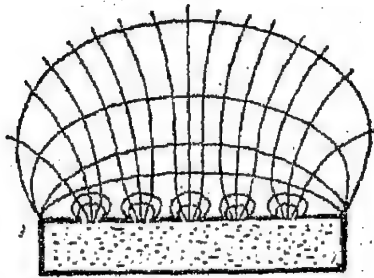
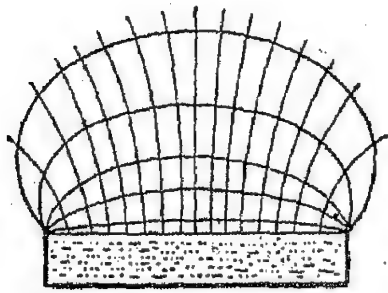
(١) Guard - cells (٢) Stomatal opening

(٣) Diffusive capacity of stomata

(٤) Relative transpiration

فإن معدل الانتشار يتناسب مع أقطارها ، أى مع أطوال محيطاتها (١) ، لا مع مساحاتها . وهذا يعنى أن تنصيف القطر يؤدي إلى تنصيف معدل الانتشار ، لا إلى إنقاصه إلى الربع بمقتضى « قانون المساحة » (٢) . وبالعكس ، يتضاعف معدل الانتشار عند مضاعفة القطر ، بينما ينقص معدل الانتشار بوحدة المساحة ، نظراً لأن المساحة قد زادت بأكثر من الضعف (أربعة أمثال) . ويؤخذ من هذا أن كمية بخار الماء مثلاً الذى ينتشر في وحدة زمنية خلال ثقب صغيرة عديدة تزيد عن كمية بخار الماء المنتشر عبر ثقب واحد كبير تساوى مساحته مجموع مساحات الثقوب الصغيرة .

ويلاحظ أن الجزئيات المنتشرة تتجه ، بعد تجاوزها الثقوب ، في خطوط



شكل (١٧) - رسم تخطيطي
يمثل انتشار بخار الماء من سطح
مائي مكشوف (أ) ، وخلال
حاجز عديد الثقوب (ب) . وتمثل
الخطوط الرأسية ، المنحرفة على
شكل مروحة ، اتجاهات الدقائق
المنتشرة . بينما تمثل الأخرى
(الحلقية) خطوط الكثافة البخارية
المساوية .

رئيسية تنحرف جانبياً على شكل مروحة
(شكل ١٧) . وإذا كانت الثقوب متقاربة
كثيراً فإن هذه الخطوط يتداخل بعضها
مع بعض ، مما يؤدي إلى تعطيل انتشار
الجزئيات وخفض معدل الانتشار . وقد
دلت التجارب على أن هذا التداخل لا يبدأ
إلا عند ما تكون المسافة بين الثقوب أقل
من عشر أمثال قطرها . كما دلت أيضاً على
أنه وإن كان وجود حاجز عديد الثقوب
من شأنه أن يعوق الانتشار إلى حد ما ،
فإن هذا العوق ، يكون ضئيلاً . بل قد
لا يكون له ، تحت ظروف معينة ، أثر
مطلقاً ، فيكون الانتشار خلال الحاجز
مثالاً للانتشار عند عدم وجوده
بالكلية .

ويمكن اعتبار بشرة الورقة النباتية ذات الثغور العديدة كحاجز عديد الثقوب

يفصل الجو الداخلى للورقة عن الجو الخارجى. ونظرا لأن عدد الثغور فى الورقة كبير جداً — بضع مئات فى كل ملليمتر مربع — ، فإن مجموع أقطارها يزيد — بالرغم من صغر سعتها — زيادة بالغة عن قطر الورقة ذاتها. وعلى ذلك يطرد انتشار البخار المائى خلال البشرة المثقبة بالثغور بمعدل يقرب من معدل انتشاره فيما لو كانت هذه البشرة غير موجودة ، وكانت خلايا الورقة الداخلية النابتة متصلة اتصالاً مباشراً بالجو الخارجى.

والسعة الانتشارية للشعوب الثغورية عالية ، إلى حد أن النبات قلما يستغل هذه السعة إلى أقصى حدودها. وستأتى الإشارة إلى ذلك فيما بعد (ص ٨٤).

عمرقة الضوء بمركزة فتح الثغور وغلقها

تفتح ثغور معظم أنواع النباتات عند تعرضها للضوء وتغلق عند اختفائه ، ولذلك تكون الثغور عادة مفتوحة أثناء النهار ومغلقة أثناء الليل . ولهذا القاعدة شواذ كثيرة .

وتختلف حساسية الثغور لعامل الإضاءة اختلافاً كبيراً تبعاً لنوع النبات . ويبدو أن مجاوبة الثغور تتناسب مع كمية الضوء الممتصة . وتستلزم حركة الفتح عادة بعض الوقت (نصف ساعة أو أكثر) لتقام حدودها ، كما يبدو أن هذه الحركة تحدث فى جميع أشعات الطيف الظاهر ، وإن كان تأثيرها متفاوتاً .

وعلى أثر توقف الإضاءة تبدأ الثغور عادة فى الغلق . ويتم ذلك على العموم تدريجياً ، وكلما كانت كمية الضوء الممتصة أثناء النهار أكبر . كانت الفترة التى تتم فيها حركة الغلق أطول .

وقد دلت البحوث العلمية على أن حركة الثغور ، تحت تأثير الضوء والظلام ، إنما هى حركة أزموزية يؤدى إليها تغير تركيز أيون الإيدروجين بالخلايا الحارسة . فإضاءة الخلايا الحارسة تسبب نقص تركيز أيونها الإيدروجينى ، بينما يؤدى اختفاء الضوء إلى زيادته . فقد وجد سكارث (١) أن الأيس الإيدروجينى للخلايا الحارسة فى نبات « اليهودى الجائل » (٢) يتغير من ٥ أو أقل فى الظلام إلى

٦ — ٧٠٤ في الضوء . أما الخلايا الورقية الأخرى فلم يتغير تركيز الأيون الإيدروجيني بها تغيراً محسوساً في وجود الضوء أو غيابه . ويبدو أن زيادة تركيز الأيون الإيدروجيني في الظلام إنما ترجع إلى تراكم ثاني أكسيد الكربون المتبقى ، بينما يستنفد هذا الغاز في عملية البناء الضوئي بالخلايا الخضراء . عند تعرضها للضوء . وما يعزز ذلك حدوث تغيرات مماثلة بنفس المقدار في قيمة الأس الإيدروجيني بالمسافات البينية بالنسبة الورقة .

ومن الثابت أيضاً ، أن الخلايا الحارسة تحتوي على كمية من النشا . وهذه الكمية غير ثابتة بل تتغير من ساعة إلى أخرى أثناء النهار . ويبلغ المحتوى النشوي أقصاه أثناء الليل ، ويتناقص سريعاً أثناء ساعات النهار ، ثم يعود فيزداد نحو المساء . أما المحتوى السكري للخلايا الحارسة فبعكس ذلك تماماً ، إذ عند ما يكون المحتوى النشوي عالياً ، يكون الآخر منخفضاً ، والعكس بالعكس . ويبدو أن هذه التغيرات هي نتيجة لتفاعلات عكسية لا تتغير فيها كمية الكربوهيدرات الكلية تغيراً كبيراً . ويحدث تحول النشا إلى سكر والسكر إلى نشا بفعل إنزيم «الدايامستيز» . كما يبدو أن النقص في تركيز أيون الإيدروجين بالخلايا الحارسة وقت إضاءتها يساعد الاتجاه التحليلي للإنزيم (نشا ← سكر) ، بينما تساعد الزيادة في تركيز أيونها الإيدروجيني ، كما يحدث في المساء ، الاتجاه البنائي لهذا الإنزيم (سكر ← نشا) . فقد وجد « سكارث » أن معاملة شرائح بشرة الورقة النباتية بأمو نيا مخففة (الأس الإيدروجيني ٧.٣) قد أدت إلى تناقص كمية النشا في الخلايا الحارسة ، وإلى اتساع فتحات الثغور حتى في الظلام . بينما لم يتناقص محتواها النشوي عند معاملة بها بمحلول الخليك المخفف .

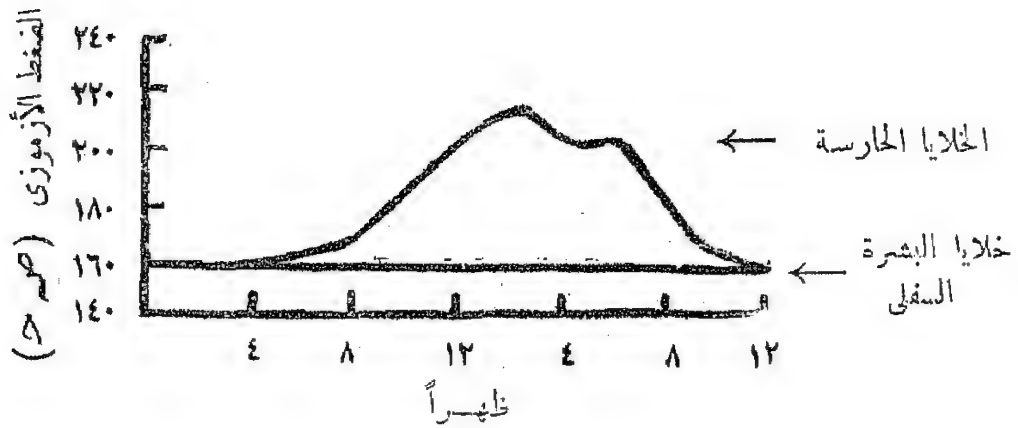
وتؤدي زيادة تركيز السكر بالخلايا الحارسة إلى رفع ضغطها الأزموزي ، بينما ينتج عن نقص تركيز السكر بها عكس ذلك . وقد أوضح كثير من الباحثين حدوث مثل هذه التغيرات فعلاً في الضغط الأزموزي للخلايا الحارسة . فقد وجد في إحدى التجارب أن الضغط الأزموزي لخلايا بشرة ورقة البتجر يساوي ١٢.٥

ضغطاً جويّاً ، وظلت قيمته ثابتة تقريباً طوال النهار . بينما تغير ضغط الخلايا الحارسة كالآتي :

٧ ص	١١ — ١ ظهراً	٥ م
٢٣,٥	٣١,٦	٢٥ ص ح

كما وجد في أنواع أخرى من النباتات أن ضغط الخلايا الحارسة ذات الثغور المفتوحة يبلغ ٩٠ — ١٠٠ ص ح . بينما يبلغ ضغط ذات الثغور المغلقة ١٠ — ٢٠ ص ح ، ولم يختلف كثيراً عن ضغط الخلايا المجاورة .

ويوضح شكل (١٨) التغيرات اليومية في الضغوط الأزموزية للخلايا الحارسة وخلايا البشرة في نبات « حبل المنساكين » (١) .



شكل (١٨)

وعلى العموم فإن الضغط الأزموزي للخلايا الحارسة يكون عادة عالياً نسبياً أثناء ساعات النهار ، وينخفض نسبياً أثناء الليل .

وتؤدي زيادة الضغط الأزموزي للخلايا الحارسة في الصباح إلى رفع قوة امتصاصها الأزموزية بالنسبة لما جاورها من الخلايا ، ولذلك يمتلئ الماء إليها مسبباً زيادة امتلائها ، وهذه بالتالي تؤدي إلى اتساع فتحة الثغر . وبالعكس ينتج عن نقص الضغط الأزموزي للخلايا الحارسة خفض امتلائها وضيق فتحة الثغر .

(١) English ivy, or *Hedera helix* — وهذه النتائج مأخوذة من أبحاث

« بك Beck » (١٩٣١) .

ويمكن تلخيص حركة الثغور في الضوء والظلام كالآتي :

- | | | |
|--|---|------------------|
| <p>١ — تستنفد خلايا الميزوفيل ثاني أكسيد الكربون التنفسي الموجود في المسافات البينية .</p> <p>٢ — يميل الأس الإيدروجيني بالخلايا الحارسة للارتفاع (أى ينخفض تركيز الأيون الإيدروجيني بها) .</p> <p>٣ — تساعد قلووية التفاعل على تحلل النشا .</p> <p>٤ — يزداد الضغط الأزموزي لعصير الخلايا الحارسة .</p> <p>٥ — تمتص الخلايا الحارسة الماء ، فيزيد حجمها وضغط امتلائها .</p> <p>٦ — يتغير شكل الخلايا الحارسة وتوسع فتحة الثغر .</p> | } | <p>في الضوء</p> |
| <p>١ — يتجمع ثاني أكسيد الكربون التنفسي في المسافات البينية .</p> <p>٢ — يميل الأس الإيدروجيني بالخلايا الحارسة للانخفاض (أى يرتفع تركيز الأيون الإيدروجيني بها) .</p> <p>٣ — تساعد حموضة التفاعل على تكوين النشا من السكريات الذائبة .</p> <p>٤ — ينقص الضغط الأزموزي لعصير الخلايا الحارسة .</p> <p>٥ — تفقد الخلايا الحارسة الماء ، ويتناقص حجمها وضغط امتلائها .</p> <p>٦ — يتغير شكل الخلايا الحارسة وتضيق فتحة الثغر .</p> | } | <p>في الظلام</p> |

على أن بعض الحقائق توحى بأن تأثيرات الضوء لا يمكن تفسيرها تفسيراً كلياً على أساس الطريقة الأزموزية التي وصفت . ومن بين تلك الحقائق السرعة التي يحدث بها انفتاح الثغر ، فتفتح ثغور « البيلارجونيم » مثلاً بعد دقيقة واحدة ، كما تفتح ثغور أنواع أخرى في أقل من دقيقة بعد التعرض للضوء . ومن الصعب تصور حدوث مثل هذا الفعل السريع على أساس تفاعل إنزيمى ، حيث أن مثل هذه التفاعلات تحدث عادة بمعدل بطى نسبياً .

العوامل التي تؤثر في معدل النتح

تتأثر عملية النتح بعدة عوامل ، بعضها خارجي والبعض الآخر داخلي . وأهم العوامل الخارجية ما يأتي :

(١) درجة الرطوبة الجوية

يتحمل الهواء الجوي عادة بكمية من الماء على هيئة بخار ، ويطلق على كتلة ما يلزم من بخار الماء لإشباع حجم معين من الهواء في درجة حرارة معينة « كمية التشبع » . وتختلف كمية التشبع باختلاف درجة الحرارة ، إذ تزداد مقدرة الهواء على التحمل ببخار الماء كلما ارتفعت درجة الحرارة ، وتنقص بانخفاضها . ويطلق على النسبة بين كتلة بخار الماء الذي يحتوي عليه الهواء فعلاً وكمية تشبع الهواء في درجة الحرارة نفسها « الرطوبة النسبية » (١) .

ولما كانت كمية بخار الماء الموجود في حجم معين من الهواء تتناسب مع الضغط الذي يحدثه هذا البخار ، فإنه يمكن تعريف رطوبة الهواء (ص) بالنسبة بين ضغط بخار الماء الذي يحتوي عليه الهواء (صه) ومنتهى ضغط بخار الماء (صه) في نفس درجة الحرارة .

$$\frac{ص}{صه} = ص$$

وقد يعبّر أحياناً عن درجة الرطوبة بنسبة مئوية .

ويطلق على الفرق بين ضغط التشبع وضغط بخار الماء في الهواء في نفس درجة الحرارة (صه - صه) « نقص التشبع » (٢) .

ويعتبر ضغط بخار الماء داخل المسافات البينية والغرف الهوائية بالأوراق النباتية الغضة « ضغط تشبع » . أما ضغط بخار الماء بالهواء الجوي المحيط بالنبات

Relative humidity (١)

Saturation-deficit (٢)

فيكون عادة دون ضغط التشبع ، فينتشر البخار المائي من الغرف الهوائية إلى الخارج خلال فتحة الثفر بمعدل يتناسب تناسباً طردياً مع « نقص التشبع » ، وعكسياً مع V . وعند ما تكون $V = V$ (وهذا لا يحدث إلا متى بلغت درجة تحمل الهواء الخارجى بالماء نقطة التشبع) ، فإن انتشار بخار الماء يتوقف توقفاً تاماً .
أى أن معدل النتج يتناسب تناسباً عكسياً مع درجة الرطوبة الجوية .

(٢) درجة الحرارة

كما أنه من الممكن خفض معدل النتج في درجة حرارة معينة بانقاص الرطوبة النسبية ، فكذلك يمكن خفض معدل النتج في درجة رطوبة ثابتة برفع درجة الحرارة ، لأن ذلك يؤدي لزيادة V ، وبالتالي لزيادة « نقص التشبع » . ويحدث العكس تماماً عند خفض درجة الحرارة .

وفضلاً عن ذلك ، فإن الأوراق النباتية تسخن بارتفاع درجة الحرارة فتتوافر كمية أكبر من الطاقة الحرارية ، تستنفد (كحرارة كامنة) في عملية التبخير من جدر الخلايا الناتجة .

وهناك بعض ما يدل على أن ارتفاع درجة الحرارة يؤدي إلى تحلل النشا وتغير تركيز الأيون الإيدروجيني بالخلايا الحارسة . على أنه إذا تجاوزت درجة الحرارة حداً معيناً (حوالى ٥٠° م) فقد يؤدي هذا التحلل البالغ إلى زيادة الضغط الأزموزي زيادة كبيرة ، لا يترتب عليها اتساع الفتحة الثغرية اتساعاً هائلاً لحسب ، بل تفقد الثغور قدرتها على الغلق نهائياً . ولا ريب أن مثل هذه الحالة تؤدي بحياة النبات .

(٣) التيارات الهوائية

تعمل التيارات على إزاحة الطبقات الهوائية المحملة ببخار الماء ، وعلى التخلص منها لسطوح الأوراق . وتحل محلها طبقات هوائية أكثر جفافاً (أى تقل فيها قيمة V) ، فيزداد « نقص التشبع » ، بين الجو الداخلى للورقة والهواء الجوى الخارجى ، ويزداد معدل النتج تبعاً لذلك :

كما تسبب التيارات الهوائية القوية ثنى الأوراق والتواءها ، مما يؤدي إلى طرد الهواء المشبع من الغرف والمسافات الهوائية في حالة الثنى ، ودخول هواء أكثر جفافاً عند عودة الأوراق الموضع الطبيعي .

(٤) الضوء

فضلاً عما للضوء من تأثير في حركة فتح الثغور ، وبالتالي في معدل النتج ، فإن الجزء الأكبر من الطاقة الضوئية الممتصة بواسطة المادة الكلوروفيلية الخضراء يتحول إلى طاقة حرارية ، فتميل درجة حرارة الأوراق المضادة للارتفاع ، وبذلك يزداد معدل النتج . بيد أن الطاقة الضوئية قد تحدث تغييراً في معدل النتج دون أن تتحول إلى طاقة حرارية ، وذلك بتأثيرها في نفاذية البروتوبلازم ، مما يؤدي إلى زيادة معدل إمداد جدر الخلايا الناتجة بالماء ، فيرتفع معدل النتج تبعاً لذلك .

وقد أوضحت التجارب العملية أن معدل نتج بعض الأوراق الحية يرتفع (٤٠ ٪) أو أكثر) عند نقلها من ضوء أحمر إلى ضوء أزرق مساو له في قوة الإضاءة ، وأن هذا المعدل يعود فينخفض عند نقلها ثانياً إلى الضوء الأحمر . أما إذا قتلت الأوراق النباتية (بغليها في الماء) قبل اختبارها ، فإن نتجها يظل ثابتاً تقريباً في كلا الضوءين . فدل ذلك على ما للضوء الأزرق من تأثير نوعي في الخلايا الحية . وليس هذا التأثير حرارياً ، لأن طاقة الأشعة الزرقاء أقل من طاقة الحمراء ، ولكنه ، فيما يبدو ، تأثير في نفاذية البروتوبلازم الحى (أنظر ص ١٥) .

أما العوامل الداخلية التي تؤثر في معدل النتج فمنها :

(١) سعة فتحات الثغور

يتأثر معدل النتج الثغري تبعاً لأي تغيير — في حدود مجال معين — في سعة الثغوب الثغرية . وتبدل النتائج التي حصل عليها د لوفتفيلد ، (١) من بحوثه السكثيرة على أن إنقاص قطر الثقب الثغري بمقدار ٥٠ — ٧٥ ٪ لا يؤثر كثيراً في معدل النتج . أما إذا جاوز ضيق الثقب هذا المقدار ، فإن ذلك يؤدي إلى نقص ملحوظ

في معدل فقد الماء . ويؤخذ من هذه النتائج أن التنظيم الشجري لعملية النتح يسكون قاصراً على الأطوار النهائية لحركة غلق الثغور وعلى الأطوار الابتدائية لحركة فتحها ، حيث يتأثر معدل العملية خلال هذه الأطوار تبعاً لأي تغيير في سعة الثغوب الشجرية مهما كان هذا التغيير طفيفاً . وفيما عدا ذلك لا يكاد يؤثر إنقاص أو ازدياد سعة الثغوب في معدل فقد الماء .

ومن الواضح أنه عند ما يكون معدل النتح الشجري خاضعاً لتغير سعة الفتحات الشجرية ، فإن قطر هذه الفتحات ، وليست مساحتها ، هو الذي يسيطر على معدل انتشار بخار الماء خلالها . ويؤخذ من حساب مقدرة البخار المائي على الانتشار ، بمقتضى قانون القطر ، (١) ، خلال ثغور كثير من الأوراق النباتية أن في إمكان هذه الأوراق ، ذات الثغور التامة الفتح ، أن تفقد من بخار الماء ما يزيد كثيراً عن القدر الذي تفقده فعلاً عن طريق النتح . أي أن السعة الانتشارية للثغوب الشجرية لا تستغل في الواقع إلى أقصى حدودها الممكنة . وهذا يبرز ما ذهب إليه « لوفتيلد » من عدم تأثر النتح بتغير سعة الثغوب الشجرية متى جاوزت الثغوب منتصف سعتها القصوى .

ولحركة فتح الثغور وغلقها تأثير كبير في ما يسمى « الميزان المائي » (٢) للنبات ، وهو العلاقة بين ما يمتصه النبات من ماء عن طريق مجموعته الجذرية وما يفقده بطريق النتح من أعضائه الخضرية . ففي أثناء النهار وتحت تأثير الأشعة الشمسية ، يفقد النبات عادة من الماء عن طريق النتح أكثر مما تزوده به التربة عن طريق الامتصاص ، ويترتب على ذلك تناقص المحتوى المائي لأنسجة النبات ، أي يكون « الميزان المائي » سالباً . ويؤدي قيام هذه الحال إلى ارتخاء الأعضاء النباتية ، وظهور أعراض الذبول عليها . أما عند غلق الثغور تحت تأثير ظلمة الليل ، فإن النتح الشجري يتوقف ، ويكون ما يمتصه النبات إذ ذاك من الماء أكثر مما يفقده عن طريق النتح الأدنى ، أي يسكون « الميزان المائي » موجباً . فتتاح بذلك للأعضاء

النباتية ، التي بدأت أو كادت أن تذبل أثناء النهار ، الفرصة لكي تعوض نقص محتواها المائي .

(٢) المحتوى المائي للخلايا الناتجة

من الظواهر الطبيعية المألوفة أن معدل فقد الماء من قطعة مسامية مبللة يتضام تدريجياً كلما هبط محتواها المائي ويرجع ذلك إلى أنه في حالة التشبع التام بالماء ، تكون المسام الدقيقة ممتلئة تماماً بخيوط مائية تتصل نهاياتها الطليقة اتصالاً مباشراً بالجو الخارجى ، بل ربما فاض الماء من هذه النهايات على السطح الخارجى . فبكون التبخير إذ ذاك مماثلاً تماماً للتبخير من سطح الماء في وعاء يملؤه الماء لحافته . إلا أن اطراد التبخير يؤدي ، شيئاً فشيئاً ، إلى انحسار الخيوط المائية الدقيقة داخل المسام ، فتزداد درجة تقعر نهاياتها . ومن الثابت أن الضغط البخارى فوق السطوح المنحنية يختلف عن الضغط البخارى فوق سطح مستو (وهذا مرتبط بارتفاع السوائل في الأنابيب الشعرية) . وتوضح المعادلة التالية توقف الضغط البخارى على انحناء سطح السائل :

$$P_v = P_v^\infty + \frac{2\gamma}{r}$$

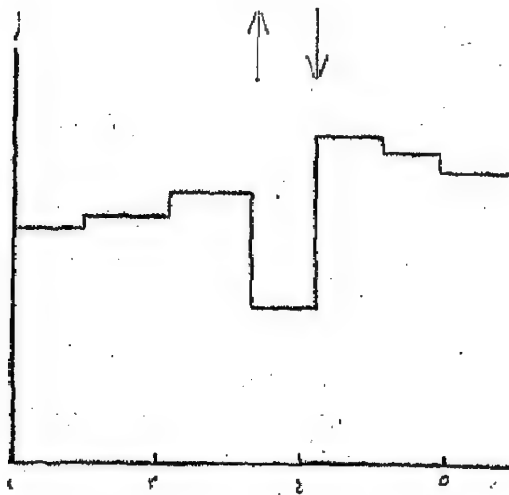
حيث P_v ضغط التشبع فوق سطح منحن نصف قطره r ، P_v^∞ ضغط التشبع فوق سطح مستو نصف قطره ∞ ، γ التوتر السطحي ، ρ ثابت يتوقف على كثافة السائل .

ويؤخذ من هذه المعادلة أنه كلما صغر نصف قطر انحناء سطح السائل كان ضغط التشبع أقل (عند ما تكون نهاية سطح السائل مقعرة تكون r قيمة سالبة) ، وبالتالي كانت عملية التبخير أبطأ .

وتنطبق هذه الظاهرة الطبيعية المحضنة على فقد الماء من النبات . ففي حالة تشبع الأنسجة الناتجة بالماء ، تكون مسام الجدر الخلوية الدقيقة ممتلئة تماماً بخيوط مائية تتصل سطوحها المستوية تقريباً بالجو الداخلى للورقة ، ويكون معدل التبخير عالياً . وعند ما يكون معدل النتج مرتفعاً أثناء النهار بحيث يزيد عن معدل إمداد

الأعضاء الناتحة بالماء ، يتناقص المحتوى المائى لخلايا الأنسجة الورقية تدريجياً ، فتتجسر الخيوط المائية داخل المسام الجدارية الدقيقة ، وتزداد درجة تقعر نهاياتها الطليقة ، فينخفض معدل فقد الماء من جدر تلك الخلايا انخفاضاً تدريجياً .

وتعزز التجارب العملية وجود هذه العلاقة بين معدل النتج والمحتوى المائى للأنسجة الناتحة . ففي إحدى التجارب (شكل ١٩) وضع فرع نباتى موزق تحت تأثير تيار هوائى ثابت ، فكان معدل النتج أعلى من معدل الامتصاص . وفى



أثناء سير التجربة أوقف التيار الهوائى ، فهبط على الأثر معدل النتج هبوطاً مفاجئاً . واستمر وقف التيار فترة زمنية قصيرة ، زاد خلالها معدل الامتصاص زيادة مؤقتة عن معدل النتج ، وتزايد أثناءها تبعاً لذلك المحتوى المائى للأنسجة الأوراق . وعند إعادة التيار الهوائى عاد معدل النتج فارتفع حتى جاوز القيمة التى كان عليها قبل وقف التيار مباشرة ، أى وقت ما كان المحتوى المائى للأوراق أكثر انخفاضاً .

شكل (١٩) - يوضح تأثير المحتوى المائى للأوراق فى معدل النتج . ويمثل السهم المتجه إلى أعلى ↑ وقف التيار الهوائى فى منتصف الساعة الرابعة ، ويمثل الآخر ↓ إعادة إصرار التيار فى الساعة الرابعة مساء .

وهناك بعض ما يدل على أن خفض

المحتوى المائى للخلايا الحارسة يؤدي أيضاً إلى زيادة تركيز الأيون الإيدروجينى بعصيرها الخلوى ، وإلى ما يصحب ذلك من تحول السكر إلى نشا ، وما قد ينتج عن تناقص الضغط الأزموزى بالخلايا الحارسة من زيادة انتقال الماء منها إلى خلايا البشرة المجاورة .

وكما اطرء هبوط المحتوى المائى للأعضاء النباتية ، تناقص ضغط امتلاء خلاياها التى تأخذ فى الانقباض ، مما يؤدي آخر الأمر إلى ذبول هذه الأعضاء .

ويفتأوت المدى الذى تصل إليه الخلايا النباتية المنتقضة قبل أن تفقد امتلاءها فقداً تاماً . فبينما تنقبض خلايا النباتات العشبية النامية فى الفضاء بدرجة بالغة ، ويهبط محتواها المائى إلى ٧٠ ٪ . تقريباً من قيمته الأصلية قبل فقد امتلائها ، فإن خلايا النباتات المظلة تفقد امتلاءها سريعاً إثر تقلصها تقلصاً يسيراً وهبوط محتواها المائى بما لا يزيد عن ٢ - ٣ ٪ . أى أن هذه النباتات أسرع ذبولاً من النباتات الأخرى . ويؤدى استمرار فقد الماء من الخلايا بعد فقد امتلائها إلى انكماش محتوياتها ، وانجذاب جدارها الخلوى مع هذه المحتويات نحو الداخل فيصبح متجعداً (١) . كما قد تؤدى حالات الذبول الشديدة إلى الإضرار بالخلايا ، سيما الحديثة التكوين ، نتيجة لتمزق البروتوبلازم المنكمش وجفافه ، فتتساقط البراعم الزهرية - وقت التزهير - وتضعف الثمار المتكونة ويقل المحصول .

(١) فى الخلية المبلزمة ، تنفصل الكتلة البروتوبلازمية عن الجدار الخلوى وتكون الفجوة التى بينهما ممثلة بالمحلول الزائد الأزموذية . أما فى الخلية النابتة فيتابع الجدار انكماش البروتوبلازم مما يؤدى إلى تجعده .

التغذية النباتية

يدخل عدد من العناصر الممتصة في تكوين مركبات الخلية النباتية كالأزوت والكبريت في بناء البروتينات، والفوسفور في البروتينات النووية، والمغنيسيوم في الكلوروفيل، والكالسيوم في الجدر الخلوية.

والواقع أن جزءاً كبيراً من العناصر الممتصة لا يستغل في بناء أجزاء النبات الأساسية وإنما يقوم بأدوار هامة أخرى. فتعمل أملاح بعض العناصر على رفع تركيز العصير الخلوي، وبذلك تزداد مقدرة الخلايا على امتصاص الماء. كما تؤثر هذه الأملاح في قيمة الأس الأيدروجيني للعصير الخلوي، وإن يكن هذا التأثير غير بالغ لأن الأحماض العضوية والمركبات الأخرى الناتجة من عمليات التحول الغذائي بالخلايا إنما هي أكثر تحكماً في قيمته. على أنه قد يكون للأملاح المعدنية أثر في تثبيت قيمة الأس الأيدروجيني، فمن بين المجموع المثبتة (١) الهامة توجد في النبات مجموعتان هما الفوسفات والكربونات يمتصهما النبات من التربة. وقد تقوم بعض العناصر أو مركباتها بدور العوامل المساعدة في التفاعلات التي تجري داخل الخلية كالحديد في بناء الكلوروفيل، وكالفوسفات في هدم جزيء السكر بوايدرات.

ومن العناصر الممتصة ما هي ضرورية لنمو النبات وقيام أعضائه المختلفة بوظائفها الطبيعية على الوجه الأكمل وتسمى «العناصر الضرورية» (٢) وهي تشمل الكربون والإيدروجين والأكسوجين والأزوت والكبريت والفوسفور والبوتاسيوم والكالسيوم والمغنيسيوم والحديد. وفي حالة نقص أحد هذه العناصر أو بعضها يتسبب اعتلال في النمو تختلف مظاهره حسب نوع العنصر الناقص.

وللكشف عن أهمية هذه العناصر تزرع النباتات في بيئة مائية، أو رملية، محتوية على جميع العناصر الغذائية ما عدا العنصر الذي يراد الكشف عن أهميته لمقارنتها بنباتات أخرى مزودة بالعناصر كلها. ونورد فيما يلي تركيب

(١) Buffers

(٢) Essential elements

« محلول knob » (١) وهو أحد المحاليل الغذائية الهامة المستعملة في تجارب التغذية النباتية منذ عام ١٨٩٥ .

نترات الكالسيوم	٠٠٨	مجم
نترات البوتاسيوم	٠٠٢	مجم
فوسفات أحادي البوتاسيوم	٠٠٢	مجم
كبريتات الماغنسيوم	٠٠٢	مجم
فوسفات الحديد	أثارة	

(تذاب جميعها في لتر من الماء المقطر)

وقد حضرت المحاليل الغذائية أيضا من أملاح أساسية ثلاثة فقط هي فوسفات أحادي البوتاسيوم ونترات الكالسيوم وكبريتات الماغنسيوم وأثارة من فوسفات الحديد .

ومن الجلي أنه يتعين إمداد النباتات الخضراء بتركيزات عالية من جميع هذه العناصر إذا استثنينا الحديد ، ولذلك فقد أطلق على مجموعتها « المغذيات الضرورية الكبرى » (٢) .

وقد وجد كثير من الباحثين أن المغذيات الكبرى الشاملة للعناصر الضرورية المتقدم ذكرها لحسب لا تكفي لنمو النبات نمواً حسناً كاملاً إلا إذا أضيفت إلى المزرعة الغذائية أثارة ضئيلة من أملاح بعض العناصر الأخرى كالبورون ، والمنجنيز ، والنحاس ، والزنك . على أن المزيد من هذه الأملاح يسبب الضرر أو الموت . وقد أطلق على هذه العناصر « المغذيات الضرورية الصغرى » (٣) . ويسمى البعض « العناصر النادرة أو العناصر قليلة الشيوع » ، لا لندرة وجودها في التربة ولكن لضعف القدر الذي يحتاجه النبات منها .

ويبدو أن الأملاح المعدنية التي كانت تستعمل من قبل في تحضير المزارع المائية لم تكن نقية إلى حد خلوها خلوا تاماً من شوائب ملحية ، فضلاً عما قد يتسرب إلى

محاليلها من آثار ضئيلة من بعض مواد جدر الأوعية الزجاجية أو الخزفية المحتوية عليها ، فأدى ذلك إلى عدم قيد العناصر الغذائية الصغرى في قائمة العناصر الضرورية . وقد أعار الباحثون فيما بعد هذه الناحية اهتماما بالغاً فعمدوا إلى استعمال أملاح منقاة بأحدث الوسائل الكيميائية ، وإلى تغطية جدر أوعية المحاليل الغذائية بطبقة شمعية . فحصلوا على نتائج قيمة دل بعضها على عجز نبات الفول ، مثلاً ، عن إكمال دورة حياته عند نموه في محلول غذائي خال تماماً من عنصر البورون . بينما يؤدي تزويد المحلول الغذائي بأتارة ضئيلة من حامض البوريك (من ٠.١ إلى ٤.٠ في المليون) إلى نمو النبات نمواً طبيعياً كاملاً . أما إذا بلغ تركيز الحامض ٢٠٠ في المليون فإنه يتسبب عن ذلك ضرر الأنسجة .

ولا يبعد أن تكشف البحوث الحديثة القائمة على وسائل أدق عن أهمية عناصر أخرى لنمو النبات ليست الآن في عداد العناصر الضرورية .

ويبدو أن إمداد النبات بالقدر اللازم من كل عنصر من العناصر الضرورية لا يتعين أن يكون ثابتاً طوال فترة النمو ، فقد يراكم النبات في أطوار نموه الأولى الأملاح الغذائية تراكماً سريعاً ، ثم يستعمل الفائض منها تدريجياً فيما بعد ، وهذا طبعاً بفرض إمكان انتقال الملمح في النبات .

أما بقية العناصر التي يبدو أن النمو الطبيعي للنبات لا يتأثر بوجودها أو غيابها ، والتي يطلق عليها « العناصر غير الضرورية » ، فقد يكون لها تأثير في ائزان محلول التغذية ، وبالتالي في امتصاص الضروري من العناصر الغذائية .

ونورد فيما يلي بعض التراكيب الغذائية الشائعة :

(۱)* بولد ۲ فوا ۴ ۲,۴۵ صم
کا (۵ ا ۳) ۰۲ ۴ ۲ ۱ ۱,۲۳ صم
مغ کب ۴- ۷ ۲ ۱ ۳,۷۰ صم

تذاب هذه الأملاح مع ٤ أو ٥ ملليجرامات من فوسفات الحديد في لتر من الماء . وفي حالة استعمال أملاح نقية جداً ، يضاف لكل لتر من هذا المحلول الغذائي ، على فترات نصف شهرية ، عشرة سنتيمترات مكعبة من محلول إضافي يحتوى اللتر منه على ٠.١٠ جم من كلوريد المنجنيز ، و ٠.٠٥ جم من كلوريد الزنك و ٠.٠٥ جم من حامض البوريك ، و ٠.٠١ جم من كلوريد النحاس .

(٢) * بود ٢ فوا ٠.٠٠٠٢٣ ج

كا (٥ ا ٣) ٠.٢ د ٤ ا ٠.٠٠٠٤٥ ج

مغ كب ا ٠.٧ د ٢ ا ٠.٠٠٠٢٣ ج

(٥ د ٢) كب ا ٠.٠٠٠٠٧ ج

ويضاف لمحلول هذه التركيزات الجزئية كميات ضئيلة جداً من الحديد (مثل ح كب ا ٠.٧ د ٢ ا) والبورون (مثل حامض البوريك) والمنجنيز (مثل من كب ا ٠.٤ د ٢ ا) والزنك (مثل خ كب ا ٠.٧ د ٢ ا) .

(٣) § كا (٥ ا ٣) ٠.٨٢١ جم

بو ٥ ا ٣ ٠.٥٠٦ جم

بود ٢ فوا ٠.١٣٦ جم

مغ كب ا ٠.١٢٠ جم

تذاب هذه الأملاح في لتر من الماء ، ويضاف للمحلول في فترات منتظمة سنتيمتر مكعب واحد من محلول $\frac{1}{4}$. من طرطرات الحديد . ويضاف له أيضاً سنتيمتر مكعب من محلول إضافي يحتوى على كميات ضئيلة من العناصر الغذائية الصغرى ، التي هي ضرورية أو يحتمل أن تكون ضرورية لنمو النبات . ويحتوى اللتر من هذا المحلول الإضافي على ٠.٢٨ و ٠.٠٥ جم من

كلوريد الليثيوم ، و ٠.٠٥٦ جم من كبريتات النحاس المائية (٥ د ١) ،
و ٠.٠٥٦ جم من كبريتات الخارصين (الزنك) . و ٠.٦١١ جم من حامض
البوريك ، و ٠.٠٥٦ جم من كبريتات الألومنيوم ، و ٠.٠٢٨ جم من كلوريد
السترانشيوم المائي (٢ د ١) ، و ٠.٣٩٠ جم من كلوريد المنجنيز المائي (٤ د ١) ،
و ٠.٠٥٦ جم من كبريتات السيليكون المائية (٦ د ١) ، و ٠.٠٥٦ جم من نترات
الكوبالت المائية (٦ د ١) ، و ٠.٠٥٦ جم من ثنائي أكسيد التيتانيوم ، و ٠.٠٢٨ جم
من يوديد البوتاسيوم ، و ٠.٠٢٨ جم من بروميد البوتاسيوم .

(٤) * ص ٢ د فو ا	٠.٠٨٤ جم
ص ٥ ا	٠.٣٠٣ جم
بو ٣ كب ا	٠.٠٦٢ جم
كا كل ٢	٠.٠١٢ جم
مغ كب ا ٧٠ د ١	٠.٠٤٢ جم

تضاف هذه الأملاح مع أثاره ضئيلة من كلوريد الحديد وكبريتات المنجنيز إلى
كل نحو عشرة أرطال من الرمل النقي عند استعمال مزرعة رملية ، أو تذاب في
حجم من الماء بحيث تكون خواص المحلول الأزموزية وكذلك قيمة أسه
الإيدروجيني مناسبة .

وينبغي تهوية المحاليل الغذائية تهوية مستمرة نظراً للانخفاض النسبي في المحتوى
الأكسجيني للأوساط السائلة ، ولاحتمال تراكم ثاني أكسيد الكربون نتيجة للتنفس
الجزري . كما يلزم تجديد هذه المحاليل بانتظام خشية أن يتغير الاتزان الفسيولوجي
بين مركباتها . فأيونات المحلول المختلفة لا تمتص بمعدل واحد ، ولا يكون امتصاص
الماء متناسباً مع امتصاص الأيونات . هذا وتنتشر بعض أيونات وربما بعض
مركبات عضوية من الأنسجة الجزرية إلى المحلول الغذائي . وينبغي كذلك مراعاة
احتفاظ مثل هذه المحاليل بتركيز أيون إيدروجيني ثابت وخواص أزموزية مثلى
(تقل بوجه عام عن ضغطتين جويين) توأمت نوع الأنسجة النامية .

العناصر الضرورية

الكربون

يدخل هذا العنصر بانحاده مع الإيدروجين والأكسجين في تكوين كثير من المركبات العضوية الهامة كالكربوايدرات والدهون والأحماض الدهنية والمواد الشمعية والزانثوفيل والفلاثونات والأنثوسيانين والتانينات وبعض الجلايكوسيدات واللجنين والمواد البكتينية وكثير من الكحوليات والإسترات والكتينونات والألدهيدات وغيرها .

ويكون الكربون حوالى ٤٥ ٪ من الوزن الجاف للنبات . والمصدر الوحيد لعنصر الكربون اللازم للنباتات الراقية الخضراء هو ثانى أكسيد الكربون الموجود فى الجو بنسبة ضئيلة تقرب من ٠.٠٣ ٪ (٣ أجزاء تقريبا فى ١٠٠٠٠٠) .

وقد أوضحت التجارب العملية أن استعمال هذا الغاز كخصب هوائى - وذلك بزيادة تركيزه فى البيئة الطليقة بما لايجاوز ٠.٦ - ٠.٩ ٪ تقريبا - يؤدي إلى زيادة واضحة فى نمو كثير من النباتات كالشعير والفول والطماطم والخيار والبطاطس والبنجر وغيرها ، كما يتبين من زيادة محصول هذه النباتات من الحبوب أو الثمار أو الدرنات ، أو من زيادة وزن مادتها الجافة المتكونة .

يبد أن لزيادة تركيز هذا الغاز تأثيراً تخديرياً فى بعض الأنسجة النباتية ، كالبذور النابتة والفواكه المخزونة ، كما يتضح من خفض نشاطها التنفسى . وهذا يؤدي إلى كمن البذور كمننا ثانويا وإلى استطالة حياة الفاكهة المحفوظة . ويستفاد من ذلك عمليا لتلافى سرعة عطب الفاكهة ، كالتفاح ، والخضراوات المخزنة بحفظها فى جو يحتوى على ١٠ ٪ ثانى أكسيد كربون ، ١٠ ٪ أكسجين ، ٨٠ ٪ أزوت .

الإيدروجين

يكون الإيدروجين حوالى ٥ ٪ من الوزن الجاف للنبات ، ومصدره جزئى الماء الممتص من التربة .

الأكسجين

يكون الأكسجين حوالى ٤٥ ٪ من الوزن الجاف للنبات ، ومصدره جزئى الماء الممتص من التربة ، والغاز الموجود على الحالة العنصرية فى الهواء .

الأزوت

يدخل هذا العنصر فى تكوين معظم مركبات المادة البروتوبلازمية ، فيتحد مع الكبريت فى البروتينات ، ومع الفوسفور فى أشباه الدهينات (الليبويدات) والحامض النووى والبروتينات النووية ، ومع الحديد والنحاس فى بعض الإنزيمات كالكاتاليز والأكسيداز على الترتيب ، ومع الماغنيسيوم فى المادة الكلوروفيلية الخضراء . ومن هنا تتضح أهمية هذا العنصر القصوى لبناء البروتوبلازم ، وبالتالى للنمو والنشاط الخضرى والتناسلى للنبات .

وتختلف كمية الأزوت فى الأعضاء المختلفة للنبات الواحد . فقد يكون الأزوت أقل من ١ ٪ من الوزن الجاف لبعض الأنسجة ، بينما يكون فى أنسجة أخرى حوالى ١٠ ٪ من وزنها الجاف . وتختلف كمية الأزوت كذلك فى العضو الواحد فى أطوار النمو المختلفة .

ويحصل النبات على مايلزمه من هذا العنصر على هيئة مركبات أزوتية يمتصها من التربة .

ويتسبب عن نقص هذا العنصر فى غذاء النبات تعطيل البناء البروتينى . ومن مظاهر هذا التعطيل ضعف النشاط المرستيمى ضعفا يدل عليه خفض معدل التفريع ومعدل إنتاج الأوراق ، وكذلك خفض المساحة الورقية .

ونظرا لأن بعض مجموعات التأكسد الإنزيمية تتكون من مركبات أزوتية عضوية قد تحتوى أيضا على الكبريت والفوسفور والحديد وربما النحاس ، فإنه

ينشأ عن نقص عنصر الأزوت أو غيره من عناصر هذه المركبات هبوط المقدرة التنفسية ، وبالتالي خفض معدل العمليات الفسيولوجية التي تسيطر عليها الطاقة التنفسية والمتضمنة ، بصفة عامة ، عمليات النمو المختلفة .

وترجع ظاهرة : الاصفرار الفسيولوجي أو أنيميا الاخضرار ،^(١) بأوراق النبات تحت تأثير النقص الأزوتي إلى أن الأزوت هو ، كما ذكرنا ، أحد مكونات جزيء المادة الكلوروفيلية الخضراء .

الكبريت

يوجد هذا العنصر في جميع الأنسجة والأعضاء النباتية ، وهو أحد مركبات

الحامض الأميني ، سستين كـ ب . كـ ب . كـ ب (٥ بـ ٢) . كـ ب ١١ بـ (٢)
كـ ب كـ ب . كـ ب (٥ بـ ٢) . كـ ب ١١ بـ

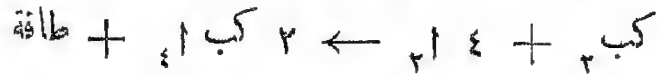
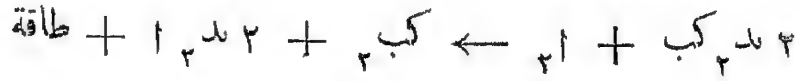
الذي يدخل في تكوين البروتينات .

وتحصل النباتات على معظم كبريتها على صورة كبريتات منقصة من التربة . إلا أن الكبريت يوجد على صورة مختزلة في المركبات البروتينية . أما طريقة اختزال أيون الكبريتات في أنسجة النبات فغير معلومة .

ويسبب توافر الكبريت في التربة تقوية المجموع الجذري لكثير من النباتات ، وزيادة تكوين العقد البكتيرية في البقوليات . وينشأ عن نقص هذا العنصر خفض المحتوى البروتيني للنبات وضعف نمو مجموعته الجذري . ويتأثر بنقصه كذلك تكوين المادة الكلوروفيلية الخضراء فتقل خضرة الأوراق ، وقد يرجع ذلك إلى الإخلال بنشاط بعض إنزيمات التأكسد التي يدخل عنصر الكبريت في تكوينها .

وعند انحلال الأنسجة النباتية أو الحيوانية في التربة ينفصل الكبريت من الجزيئات البروتينية على صورة كبريتيد الإيدروجين . ولهذا المركب تأثير سام ،

مما يجعله غير صالح لامتصاص النبات ما لم تقم بكتيريا خاصة تسمى « بكتيريا الكبريت » (١) بأكسده إلى كبريتات . وتتم عملية التأكسد في مرحلتين :



وتستغل البكتيريا الطاقة الكيميائية المنطلقة في بناء مركباتها العضوية .

الفوسفور

تتراوح كمية هذا العنصر في النبات بين ٠,٢ ، ٠,٨ ٪ من وزنه الجاف . وتكثر نسبته في الثمار والبذور عنها في بقية أجزاء النبات . ويتوافر هذا العنصر بوجه عام في خلايا الأطراف المرستيمية ، حيث يستنفد بكميات كبيرة في تكوين الأحماض النووية والبروتينات النووية . بانحد هذه الأحماض مع البروتينات — وكذلك بعض مركبات المواد الدهنية ، وبعض مجموعات التأكسد الإنزيمية .

ويحصل النبات على ما يلزمه من الفوسفور على صورة فوسفات ، ويوجد بالصورة المؤكسدة ذاتها في البروتينات . وتوجد في النبات إسترات متنوعة لحامض الفوسفوريك مثل « الفاييتين » (١) بد ٢ (١٠ بد ٢ فو ٣ ا) ، (٢) . ويستعمل هذا المركب في علاج حالات النقص الفوسفوري في الحيوان .

وتظل نسبة كبيرة من حامض الفوسفوريك على صورة أيونية بالنبات حيث تقوم الأيونات بدور هام في تنظيم تركيز أيون الإيدروجين بالخلايا . وتعمل الفوسفات كمرافق إنزيمى ، (٣) للمجموعة الزايميزية (٤) ، فيبطل النشاط الإنزيمى لهذه المجموعة عند تجريدتها من مرافقها .

ويؤدى نقص عنصر الفوسفور إلى تعطيل عملية البناء البروتينى ، فينخفض المحتوى البروتينى حتى في الأوراق الحديثة . ثم يتناقص محتواها كلما كبرت ويتراكم الأزوت الأميدى بدرجة بالغة . أما النترات غير العضوية فيكون تركيزها كالمعتاد

أو فوقه بقليل . ويترتب على تعطيل البناء البروتيني ضعف الانقسام الخلوي وخفض معدل التفريع وإنتاج الأوراق ومساحتها .

ويسبب نقص هذا العنصر أيضا إضعاف نشاط إنزيمات التأكسد والاختزال ، وكذلك إنتاج الكلوروفيل .

وتؤدي إضافة الفوسفات للتربة إلى تنشيط التكوين الجذري للنبات . ويلجأ الزراعيون لهذه الوسيلة في إنماء المحاصيل الجذرية كاللفت والجزر والفجل وغيرها .

البوتاسيوم

يوجد هذا العنصر في سيتوبلازم الخلية وفي الفجوات العصارية . وهو موجود في جميع خلايا النبات ، إلا أنه يتوافر في المناطق الحديثة النامية وبخاصة البراعم والأوراق والقمم الجذرية .

وبالرغم من حاجة النبات لكميات محسوسة من البوتاسيوم ، فإن هذا العنصر لا يدخل في بناء المركبات العضوية الأساسية من الوسجة الفسيولوجية ، بل يوجد غالبا على صورة أملاح غير عضوية أو أملاح لبعض الأحماض العضوية .

ويؤدي نقص هذا العنصر إلى خفض المحتوى البروتيني بأنسجة النبات واحتراق (١) حواف الأوراق وموتها موتاً مبكراً . كما يؤدي إلى تراكم الأحماض الأمينية والأميدات والنترات غير العضوية بالأنسجة .

أما الدور الحقيقي الذي يقوم به هذا العنصر فغامض . وقد ربط البعض بين أعراض النقص البوتاسي السابقة وبين توافر هذا العنصر في المراكز الفعالة (المناطق النامية والأوراق) للبناء البروتيني ، وخلصوا إلى أن البوتاسيوم يقوم بدور أساسي مباشر في بناء البروتينات بالنبات .

على أن نتائج بعض البحوث الحديثة توحي بأن هذا العنصر لا يرتبط ارتباطاً مباشراً بعملية البناء البروتيني ، لأن المحتوى البروتيني لأوراق النبات ناقص البوتاسيوم يكون عادياً عند بدء تكوينها ، أي مساوياً لمثله في أوراق نبات التغذية الكاملة .

وكذلك يكون حجم الأوراق الحديثة ومعدل إنتاجها متماثلين تقريبا في كامل التغذية وناقص البوتاسيوم . أما تناقص المحتوى البروتيني للأوراق المسنة فربما كان مرجعه أن نقص البوتاسيوم يؤدي ، بطريقة ما ، إلى انحلال البروتوبلازم نفسه ، فيتحلل تبعاً لذلك البروتين الموجود أصلاً بالأنسجة وتتراكم بها المركبات الأزوتية الأبسط تركيباً .

ويرجح البعض أن الدور الذي يقوم به البوتاسيوم في النبات إنما هو دور تنظيمي أو دور عامل مساعد .

وقد أوضحت تجارب التغذية أن وفرة البوتاسيوم في التربة تنشط النمو الخضري وتسبب زيادة محتوى الأوراق من النشا والكربوايدرات المعقدة .

الكالسيوم

يدخل هذا العنصر في بناء هيكل النبات ، إذ أن الصفيحة الوسطية للجدر الخلوية يدخل في تركيبها مادة أساسية هي « بكتات الكالسيوم » .

ويتوقف احتفاظ الصفيحة الوسطية بكيانها على كمية أيونات الكالسيوم في بيئة النبات الخارجية ، بحيث إذا انخفض تركيز هذه الأيونات عن حد معين فلا معدى عن حدوث تبادل أيوني تكون نتيجته إحلال كاتيونات أحد العناصر الأخرى المتوافرة محل كاتيونات الكالسيوم في الصفيحة الوسطية . ونظراً لأن جميع العناصر الأخرى (إذا استثنينا الماغنيسيوم) تكون بكتات قابلة للذوبان في الماء ، فإن الصفيحة الوسطية لا تلبث أن تتلاشى شيئاً فشيئاً ، مما يؤدي إلى فقد الخلايا لمحتوياتها وتفكك خلايا الأنسجة بعضها من بعض . أما الخلايا المتكونة حديثاً فتكون عارية أو غير تامة الجدر .

والمعتمد أيضاً أن الكالسيوم يقوم بدور هام في ترسيب الأحماض المتكونة داخل الأنسجة النباتية كمنتجات إضافية لعمليات التحول الكربوايدراتي والبروتيني (مثل الأكساليك والخليك والسكسينيك والفورميك) فلا تتراكم مثل هذه الأحماض بتركيزات قد تضر بحيوية الأنسجة ، أو تعطل إنتاج البروتين أو تعوق عمل بعض الإنزيمات .

ولأيونات هذا العنصر آثار واضحة في نفاذية الأغشية البروتوبلازمية
(راجع ص ١٩) .

الماغنيسيوم

نظراً لدخول هذا العنصر في تركيب جزئ الكلوروفيل ، فإن وجوده ضروري
لاخضرار النبات . ويسبب نقصه ظاهرة « أنيميا الاخضرار » .
ومن المعتقد أن لهذا العنصر علاقة بتكوين الزيوت والبروتينات النووية بالخلية
النباتية ، وأنه يقوم بوظيفة « حامل الفوسفات » (١) في هذه العمليات . فتركبات
الماغنيسيوم تتجزأ بسهولة وبذلك يسهل انفصال الأيونات منها . ويستند هذا
الاعتقاد إلى توافر عنصر الماغنيسيوم في القمة النامية بالجذر والساق حيث يتم بناء
المادة البروتوبلازمية التي يدخل الفوسفور في تكوين بعض بروتيناتها وفي بعض
مركباتها الدهنية . كما يستند أيضاً إلى زيادة نسبة الماغنيسيوم في البذور الزيتية ،
كبذرة القطن ، إلى ما يقرب من ثلاثة أضعاف نسبته في البذور النشوية كالحبوب .
وقد لوحظ أن خيوط الطحلب « قوشيريا » (٢) تعجز عند نموها في محلول غذائي
خال من هذا العنصر عن تكوين قطرات زيتية كالتى يشاهد وجودها بخلايا الخيوط
النامية في محلول غذائي كامل .

وتقوم أيونات هذا العنصر بوظيفة عامل مساعد في عمليات الانشقاق الزايمى ،
حيث توجد هذه الأيونات بحالة طليقة بعد تمام الانشقاق .

الحديد

يدخل الحديد في تكوين بعض مجموعات التأكسد الإنزيمية ، ولذلك يؤدي
نقص هذا العنصر إلى إضعاف المقدرة التنفسية للأنسجة ، وبالتالي لمعدل جميع
العمليات الفسيولوجية المرتبطة بطاقة التنفس . ولعل هذا هو السبب في ضرورة
الحديد لإنتاج الكلوروفيل ، إذ بدونه لا ينحضر النبات ، مع ملاحظة عدم دخول
هذا العنصر في تكوين جزئ الكلوروفيل . ويعتقد البعض أن الحديد يعمل
كعامل مساعد نظراً لحاجة النبات إلى القليل فقط من هذا العنصر .

ويعتبر الحديد أقل العناصر حركة داخل النبات . فحتى وصل إلى نسيج ما فلا يكاد ينتقل منه شيء يذكر إلى نسيج آخر . وإذا نقل النبات المزود بالحديد إلى مزرعة خالية من هذا العنصر ، شوهدت « أنيميا الاخضرار » ، بوضوح تام في أوراقه المتكونة فيما بعد ، والتي لا تلبث أن تذوى . بينما يتأخر موت أوراقه القديمة التي تظل محتفظة بلونها الأخضر المعتاد . وهذا عكس ما يشاهد في حالات نقص العناصر الضرورية الأخرى كالفسفور والأزوت مثلاً ، حيث تذوى الأوراق السفلية وتكون أعلى الأوراق هي آخر ما يلحقها الفناء من أجزاء النبات .

البورون

أوضح الكثيرون ضرورة هذا العنصر بتركيزات ضئيلة (أنظر ص ٩٠) لعدد من النباتات (منها الفول ، والشعير ، والقمح ، والبطيخ ، والخردل ، والكتان ، والخروع ، والقطن ، والطماطم ، والدخان ، وعباد الشمس ، والبسلة ، والبنجر ، والقصب ، والمواالح ، والخس) مما يرجح أنه ضروري لجميع النباتات الخضراء .

أما الدور الذي يقوم به عنصر البورون فغير معلوم ، إلا أن غياب هذا العنصر يؤثر في الأنسجة النباتية وبخاصة المرستيمية فيسبب اسمرارها وتفككها ثم فناءها ، أو تضخمها ونموها نمواً غير طبيعي . كما يؤثر نقصه في تكوين العقد البكتيرية بجذور البقوليات ، فيقل عددها ويصغر حجمها وتضعف قدرتها على تثبيت الأزوت .

المنجنيز

يستفاد من مصادر البحث المتعددة أن هذا العنصر ضروري لكثير من أنواع النباتات وبخاصة البقوليات ، مما يحمل على اعتباره ضرورياً لجميع النباتات .

والمظنون أن هذا العنصر يقوم بدور في عمليات التأكسد والاختزال ، إما بتأثيره في نشاط مجموعة الأكسيدات^(١) ، وإما بقيام مركباته بوظيفة المرافق

الإنزيمى لهذه المجموعة . ويتجه الظن بالبعض إلى أن مجموعة الأكسيدات هي مركبات منجنيزية .

وللمنجنيز علاقة بإنتاج الكلوروفيل ، ومن ثم بعملية التمثيل الكربونى . لأنه يتسبب عن نقص هذا العنصر ظهور أنيميا الاخضرار فى النبات ، وهبوط محتواه السكرى ووزنه الجاف .

ومركبات هذا العنصر سامة للأنسجة النباتية إلا فى التركيزات الجذ منخفضة .

النحاس والزنك (الخارصين)

أوضحت بعض البحوث ضرورة هذين العنصرين لبعض أنواع النباتات كالشعير وعباد الشمس . إلا أن هذه البحوث ليست من الوفرة بحيث يجوز أن يرتب عليها نتائج عامة ، وإن تكن تدل مقدماً على إمكان إثبات ضرورة هذين العنصرين لجميع النباتات .

الإنزيمات

يتوقف إتمام التفاعلات الكيميائية المختلفة التي تحدث داخل الخلايا الحية على وجود مركبات عضوية معقدة يفرزها السيتوبلازم تسمى « الإنزيمات » وفي المعمل ، يلزم لتحليل أو أكسدة بعض المواد كالدهون والبروتينات استعمال أحماض أو قلويات مركزة ، أو عوامل مؤكسدة قوية ، وفي درجات حرارة مرتفعة . أما الخلية الحية ففي مقدورها أن تؤدي هذه التفاعلات بسرعة فائقة في وسط متعادل تقريباً وفي درجة حرارة معتدلة بمساعدة الإنزيمات .

والإنزيمات ، كغيرها من العوامل المساعدة ، تغير معدل التفاعلات الكيميائية دون أن يلحقها هي بالذات تغير دائم ، فهي لا تدخل مطلقاً في تكوين المنتجات النهائية ، وكميتها ثابتة قبل وبعد التفاعل ، وكذلك معدل نشاطها ما لم يكن لأحد المنتجات النهائية تأثير في هذا النشاط .

والإنزيمات ، كالعوامل المساعدة الأخرى ، لا تبدأ تفاعلات كيميائية ، وإنما تؤدي إلى الإسراع فقط بالتفاعلات الجارية بمعدل بطيء . على أن العوامل المساعدة قد تعمل في كثير من التفاعلات التي لا يمكن إلايضاح بصفة قاطعة أنها تجري فعلاً في غياب هذه العوامل . ومع ذلك فقد يفترض في مثل هذه الحالات أن التفاعل جار فعلاً ولكن بمعدل بطيء ليس من الممكن قياسه ، وإن يكن العامل المساعد أو الإنزيم يبدأ ، من الوجهة العملية الواقعية ، مثل هذا التفاعل .

الطبيعة الكيميائية للإنزيمات وطبيعتها عملها

يتعذر الحصول على الإنزيمات بحالة نقية نظراً لارتباط جزئياتها ارتباطاً وثيقاً بجزئيات مركبات أخرى بفعل قوى التجمع السطحي للدقائق الإنزيمية الغروية . وقد أمكن ، أخيراً ، الحصول على بعض الإنزيمات على صورة بلورية ، كإنزيم « اليورين » (١) و « الببسين » (٢) وغيرهما . وهذه المستحضرات الإنزيمية البلورية خواص بروتينية ، مما يوحي إيجاه قويا بأن الإنزيمات ذات طبيعة

بروتينية . وما يعزز ذلك أنه إذا تأثر الجزء البروتيني من إنزيم « الببسين » بفعل القلويات انخفض نشاط الإنزيم انخفاضاً متكاملاً مع هذا التأثير . وإذا جعل الوسط القلوي حامضياً زال التأثير السابق بمضى الوقت ، وصحب ذلك استعادة الإنزيم لنشاطه .

على أن الحصول على بلورات بروتينية من المستخلصات الإنزيمية ليس في حد ذاته دليلاً كافياً على وجود مادة واحدة ، فالإنزيمات المتبلورة قد تتكون من اثنين أو أكثر من البروتينات .

ويؤخذ من تقارير متعددة أن مستحضرات بعض الإنزيمات الأخرى ، كالسوكريز ، (١) و « الليبين » (٢) وغيرهما ، خالية من البروتين .

ويتوقف نشاط بعض الإنزيمات على وجود « مجموعة غير بروتينية » إلى جانب جزئها أو أجزائها البروتينية . أي تكون مثل هذه الإنزيمات « بروتينات تزاوجية » (٣) ، وقد يطلق عليها أحياناً « بروتيدات » (٤) . فبعض مركبات الحديد تمثل الأجزاء غير البروتينية في إنزيمات « الأكسيدين السيتوكرومية » (٥) و « الكاتالاز » (٦) و « البيروكسيدين » (٧) . كما وجدت مركبات النحاس العضوية في « الأكسيدين البولي فينولية » (٨) ، ومركبات فوسفاتية في « الديهيدريز » (٩) . وقد أمكن تحضير بعض هذه المجموعات صناعياً وبحالة نقية في المعمل ، أما الأجزاء البروتينية من الإنزيمات فلم تحضر بعد من عناصرها . ومتى اهتدى الكيمائيون لذلك ، فيمكن القول حينذاك — وحينذاك فقط — بأن في الإمكان بناء الإنزيمات .

ويجب أن يلاحظ أن بعض المجموعات غير البروتينية لهذه البروتينات التزاوجية الفعالة قد وصفت بأنها « مرافقات إنزيمية » (١٠) . وما المرافق الإنزيمي إلا مركب عضوي بلوري يشترك في تكوين مجموعة إنزيمية معقدة ، ووجوده ضروري لنشاط هذه المجموعة .

Lipase (٢)	Sucrase (١)
Proteid (٤)	Conjugate protein (٣)
Catalase (٦)	Cytochrome oxidase (٥)
Polyphenol oxidase (٨)	Peroxidase (٧)
Co-enzymes (١٠)	Dehydrase (٩)

ويطلق البعض على المجموعة الإنزيمية الكاملة « الإنزيم التام أو هولولإنزيم » (١) وعلى جزئها « الإنزيم المجرد أو أپولإنزيم » (٢) و « المرافق الإنزيمي أو كولينزيم » . وفصلاً عن ذلك فإن مركبات غير عضوية قد تكون ضرورية كذلك لاستكمال النشاط الإنزيمي ، كالفوسفات وأملاح الماغنيسيوم مثلاً فهي ضرورية لنشاط « مجموعة الزايمين » على الوجه الأكمل .

ومن الواضح أنه إذا تأثر تركيب أحد مكونات الإنزيم (الإنزيم المجرد والمرافق) فإن ذلك يؤدي إلى تعطيل الإنزيم تعطيلًا جزئيًا أو كليًا .

وعلى الرغم من أن التركيب الكيماوي للإنزيمات غير معلوم ، فقد أمكن تقدير أوزانها الجزيئية (مع شيء من التجاوز عند استعمال هذا التعبير لأنه لم يقطع بعد بأن الإنزيمات مركبات كيماوية فردية) بطرق طبيعية ، كتقدير معدل انتشار الإنزيم ومقارنته بمعدل انتشار مواد أخرى معلومة الوزن الجزيئي . ويؤخذ من نتائج هذه التقديرات أن الأوزان الجزيئية للإنزيمات عالية جداً (٣٦,٠٠٠ للببسين ، ٢٦٠,٠٠٠ للكاتاليز مثلاً) . وهي تقرب من أوزان بعض البروتينات وعديدات السكر . ومن أجل ذلك فإن الإنزيمات تكون عند خلطها بالسوائل محاليل غروية .

ويعتقد أن التفاعلات الإنزيمية إنما تحدث على سطوح دقائق الإنزيم الغروية حيث تتجمع جزيئات مادة أو مواد التفاعل بفعل قوى التجمع السطحي . إلا أنه يجب عدم إغفال القوى الكيماوية التي تسيطر على فعل الإنزيم . فسطح الإنزيم كله ، أو لبعض مساحات منه ، قوى تجاذبية كبيرة نحو مادة أو مواد التفاعل ، كما أن للإنزيم القدرة على إحداث تغيير فيها . فالإنزيم يتحد بمادة تفاعل اتحاداً كيماوياً مؤقتاً لا يلبث أن ينحل بعد إحداث تغيير في مادة التفاعل ، وينطلق الإنزيم لكي يتحد من جديد مع جزء آخر من مادة التفاعل مسبباً تنشيطه . أما منتجات التفاعل فقد تكون قابليتها للإنزيم قليلة ، مما يؤدي إلى انتشارها من سطح الإنزيم أولاً بأول مفسحة الطريق لغيرها من جزيئات مادة التفاعل .

ومما يعزز حدوث هذا الاتحاد الفعلى بين الإنزيم ومادة التفاعل ما يأتي :

(١) إذا خلط إنزيم بمادة تفاعله ، ثم رشح خليطهما خلال مرشح منفذ لكل منهما على انفراد ، فإن المادة الفعالة في هذا الخليط لا تمر خلال المرشح .

(٢) ينحصر فعل كل إنزيم إما على مركب واحد (وهذا نادر) ، وإما على مجموعة من المركبات المختلفة التي تشترك في نوع معين من الترابط الكيميائي . فإنزيم الكاتاليز لا يؤثر إلا في مركب واحد هو فوق أكسيد الإيدروجين . أما « البروتين » (١) فيحلل جميع المواد البروتينية ، كما يحلل « الأميلين » (٢) جميع النشويات ، و« الليبين » جميع الدهون والمركبات الأخرى ذات الرابطة الإستيرية (٣) . ويطلق على هذه العلاقة الحصرية بين الإنزيم والمادة أو طائفة المواد التي يؤثر فيها نوعية أو إحصائية الإنزيمات (٤) . وهي ترجع بلا ريب إلى التكوين الجزيئي المميز لجزيئات مادة التفاعل .

(٣) لا يتم تحليل ثنائي الببتيد بفعل إنزيم « الدايببتيديز » (٥) إذا اتحدت بمجموعة الببتيد الأمينية الطليقة بأس خلى (أسيتيل) (٦) . أما إذا ربطت المجموعة السكر بوكسيلية الطليقة برابطة إستيرية ، فإن التحلل يتم كالمعتاد . وهذا يدل على اتحاد الإنزيم بمجموعة الببتيد الأمينية وعدم اتحادها بالمجموعة السكر بوكسيلية .

بعض العوامل التي تؤثر في النشاط الإنزيمي

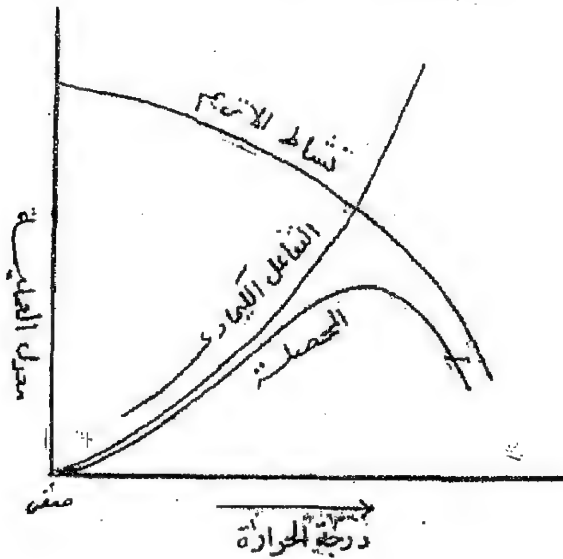
(١) الحرارة

تتأثر الإنزيمات تأثراً ضاراً بالحرارة ، فيفتر نشاط الإنزيم كلما ارتفعت درجة الحرارة ، ويكون هذا الفتور قليلاً وعكسياً في مجال حراري معتدل . أما إذا تجاوزت درجة الحرارة حداً معيناً (٥٠° — ٦٠° م) ، فإن الإنزيم يفقد ، بحالة غير عكسية ، نشاطه سريعاً . ويتلاشى النشاط الإنزيمي نهائياً عادة عند درجة ١٠٠° م . ويعزى ذلك إلى تغير طبيعة الإنزيم الغروية تغيراً ربما كان سببه تجمع الدقائق الإنزيمية وتكتلها .

(١) Protease (٢) Amylase (٣) Ester linkage

(٤) Specificity of enzymes (٥) Dipeptidase (٦) Acetyl

وفي الوقت ذاته يتزايد معدل التفاعل الكيماوى الذى ينشطه الإنزيم — كماى تفاعل كيماوى آخر سواء أوجد عامل مساعد أم لم يوجد — ويتضاعف لـ شكل ارتفاع فى درجة الحرارة قدره 10°C . وفى المجال الحرارى المعتدل تسود هذه الزيادة على فتور النشاط الإنزيمى ، وبذلك يرتفع معدل العملية جميعها تبعاً لآى ارتفاع فى درجة الحرارة . أما فى الدرجات الحرارية العالية فيكون تدهور النشاط



شكل (٢٠)

الإنزيمى بالحرارة أقوى نسبياً ، فيؤدى ذلك إلى خفض معدل العملية جميعها . ويمكن إيضاح هذه العلاقة بالمنحنيات كما فى شكل (٢٠) .

ويطلق على الدرجة الحرارية التى يتوازن عندها هذان التأثيران المتضادان، الدرجة الحرارية المثلى^(١) .

وهى ليست ثابتة حتى فى الإنزيم الواحد ، بل تختلف حسب ظروف

التجربة . كما تتوقف كثيراً على العامل الزمنى ، فقد لا يؤدى التعرض لفترة قصيرة لدرجة حرارة عالية إلى إضعاف النشاط الإنزيمى بالقدر الذى يسببه التعرض لفترة أطول لدرجة حرارة أوطأ . أى أنه كلما استطال وقت التجربة كانت الدرجة المثلى أوطأ . وهى تتراوح عادة بين 35°C ، 40°C .

وتفقد الإنزيمات نشاطها فى الدرجات الحرارية الجدد منخفضة ، إلا أنها تستعيد هذا النشاط عند إعادة رفع درجة الحرارة .

(٢) الأس الإيدروجينى

يتوقف النشاط الإنزيمى إلى حد كبير على قيمة الأس الإيدروجينى لوسط التفاعل ، إذ يشترط لتمام نشاط بعض الإنزيمات أن يكون الوسط حامضياً ، بينما يشترط لنشاط بعضها الآخر أن يكون قلويًا . وقد يضعف النشاط الإنزيمى أو ينهار انهيأراً تاماً فى تركيزات أيون الإيدروجين غير الملائمة .

ولا ريب أن اتركيز أيون الإيدروجين تأثيراً في درجة انتشار مركبات الإنزيم (البروتينات مثلاً) التي من طبيعتها أن تتصرف تصرفاً مزدوجاً (كأحمض أو كقلويات — انظر ص ١٢٤) . كما أنه من الممكن حدوث تغير كيمائى في مراكز الإنزيم الفعالة عند ما يفقد الإنزيم نشاطه نهائياً ، وبجالة غير عكسية ، في أوساط شديدة الحموضة أو القلوية

(٣) المخدرات والسموم

قد يفتر نشاط الإنزيمات أو ينعدم نهائياً في وجود بعض المخدرات (كالفيثيل يورثين)^(١) أو القليل من السموم غير العضوية . ولعل ذلك راجع إما إلى تجمع جزيئات بعض هذه المواد على سطح الإنزيم ، محتملة مراكزه الفعالة ، مما يؤدي إلى نبذ جزيئات مادة التفاعل ، وإما إلى اتحاد جزيئاتها اتحاداً كيمائياً بهذه المراكز الإنزيمية الفعالة ، كما يحدث عند معاملة إنزيمات التأكسد المحتوية على الحديد بسميانيد الإيدروجين أو كبريتيد الإيدروجين . وقد تعمل بعض السموم غير العضوية ، مثل كلوريد الزئبق ، على ترسيب دقائق الإنزيم المنتشرة .

تقسيم الإنزيمات

لما كانت الرموز الكيميائية للإنزيمات لاتزال على وجه العموم مجحولة ، فلا يمكن إذن تقسيم الإنزيمات على أساس تركيبها ، وإنما تقسم بحسب طبيعة العمل الذي تقوم به إلى المجموعات التالية :

- (الاولى) إنزيمات الهضم أو الإنزيمات المحاللة المكثفة (هيدروليزات)^(٢) .
- (الثانية) إنزيمات التأكسد والاختزال .
- (الثالثة) إنزيمات الاختزال .

Phenyl urethane (١)

Hydrolases (٢)

إنزيمات الهضم

تشمل هذه المجموعة جميع الإنزيمات التي تساعد التحلل المائي للبروتينات .
وتقسم هذه المجموعة حسب نوع مواد التفاعل التي تؤثر فيها الإنزيمات إلى أقسام ،
يشق اسم كل منها بإضافة المقطع الأخير (يز) إلى اسم مادة أو مجموعة مواد
التفاعل ، وهي :

(١) الكربوهيدريزات (١) .

وهي طائفة الإنزيمات التي تساعد التحلل المائي للمواد الكربوهيدراتية وتشمل :

أ — البولييزات (٢) . وهي تساعد التحلل المائي للكربوهيدرات عديدة
السكر ، ومن أمثلتها :

« أميليزات أو دياستيزات » (٣) وهي تساعد تحلل النشا إلى دكستريينات
ومولتوز . وهي موجودة في جميع الخلايا الحية المحتوية على النشا .

« سيليايز » (٤) ويحلل هذا الإنزيم السيليلوز إلى جلوكوز .

« إنوليز » (٥) وهو يحلل الإنولين إلى فركتوز . ويوجد هذا الإنزيم في
بعض الأنسجة النباتية المحتوية على الإنولين كدرنات الطرطوفة .

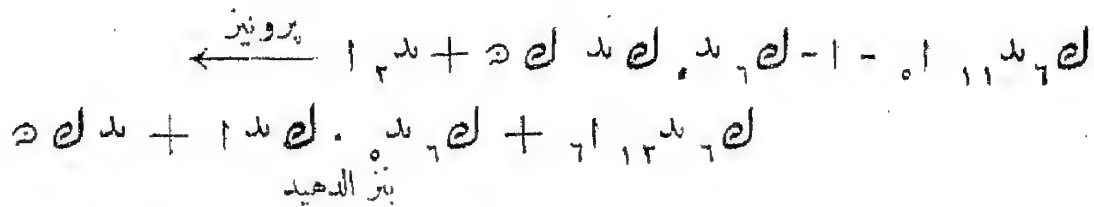
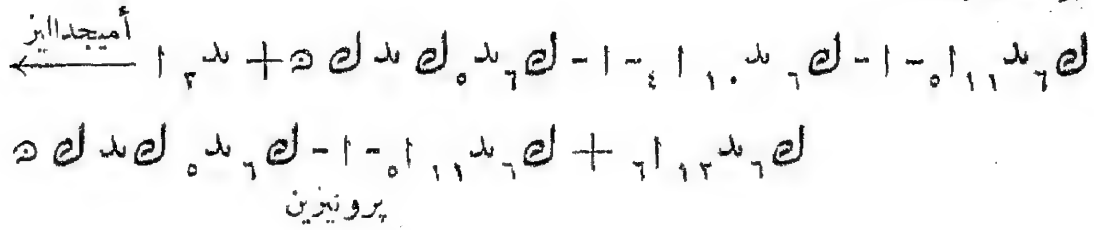
ب — الجلايكوسيديزات (٦) . وهي تساعد على حل الروابط الجلايكوسيدية في
ثنائيات وثلاثيات السكر . ومن أمثلتها :

« مولتيز » (٧) ويحلل هذا الإنزيم سكر المولتوز إلى جلوكوز ، وهو موجود
في خلايا النباتات الراقية حيث توجد « الأميليزات » . ولا بد أن يكون هذا
الإنزيم موفور النشاط لأن سكر المولتوز لا يوجد في النبات بحالة طليقة أبداً .

« إمالسيز » (٨) وهو موجود في البلوز ، ويحلل كثيراً من الجلايكوسيدات

Polyases (٢)	Carbohydrases (١)
Cellulase (٤)	Amylases or diastases (٣)
Glycosidases (٦)	Inulase (٥)
Emulsin (٨)	Maltase (٧)

كالأميجدالين^(١) . ويتركب «الإمالسين» في الواقع من إنزيمين ، أحدهما «الأميجدالين»^(٢) الذي يحلل الأميجدالين إلى جلو كوز وپرونيزين^(٣) . وأما الآخر فهو «پرونيز»^(٤) الذي يحلل المركب الأخير إلى جلو كوز وبنزالدهيد وسيانيد الإيدروجين .



«إنفرتيز» أو سوكرين أو ساكارين^(٥) ، ويحلل هذا الإنزيم سكر القصب إلى جلو كوز وفركتوز . ويلاحظ أن سكر القصب «يمضي الدورة»^(٦) بالنسبة للضوء المقطب^(٧) . أما خليط ناتج التحلل «فيساري الدورة»^(٨) لأن دورة الجلو كوز اليمينية أقل من دورة الفركتوز اليسارية . ونظراً لتغير الدورة فقد أطلق على هذا الخليط «سكر مقلوب»^(٩) ، كما وصف التحلل «بالانقلاب»^(١٠) ، وسمى الإنزيم «إنزيم الانقلاب» أو «إنفرتيز» .

ويعمل هذا الإنزيم أيضاً في ثلاثيات السكر المحتوية على نفس الرابطة الموجودة بين الجلو كوز والفركتوز في سكر القصب . فالرافينوز ، مثلاً ، يتحلل إلى ميلابديوز (أصل جاركوزي - ١ - أصل جالاكتوزي) وفركتوز .

ويوجد هذا الإنزيم في فطر الخبيرة وفي خلايا أنسجة النباتات الراقية .

Amygdalase (٢)	Amygdalin (١)
Prunase (٤)	Prunasin (٣)
Invertase, sucrase or saccharase (٥)	
Polarised light (٧)	Dextro-rotatory (٦)
Invert-sugar (٩)	Laevo-rotatory (٨)
	Inversion (١٠)

(٢) الإنزيمات البروتيو ليتية (١) .

وهي طائفة الإنزيمات التي تساهم في التحلل المائي للبروتينات ، وتسبب حل الرابطة الببتيدية وإطلاق المجموعتين الأمينية والسكر بوكسيماية ، وتشمل :

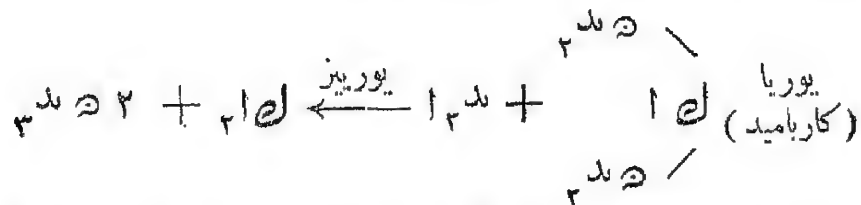
أ — البروتيازات — وهي تحلل البروتينات إلى عديدات الببتيد ، وتوجد في البذور والأوراق النباتية الخضراء .

ب — الببتيدازات — وهي تحلل الببتيدات إلى أحماض أمينية ، وتوجد حيث توجد البروتيازات .

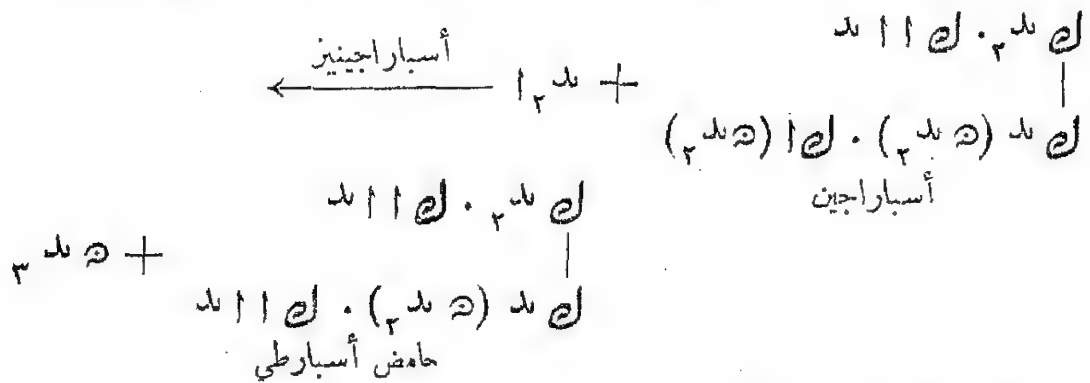
(٣) الأميدازات والأمينازات (٢)

وهي طائفة الإنزيمات التي تساعد التحلل المائي للأميدات أو الأحماض الأمينية مع فصل مجموعاتها الأمينية ، ومن أمثلتها :

• يوريز ، ويحلل هذا الإنزيم اليوريا إلى ثاني أكسيد كربون وأمونيا ، وهو واسع الانتشار في الأنسجة النباتية .



• أسباراجيناز (٣) وهو يحلل الأسباراجين إلى حامض أسبارطي وأمونيا



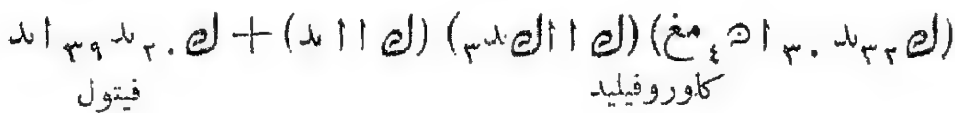
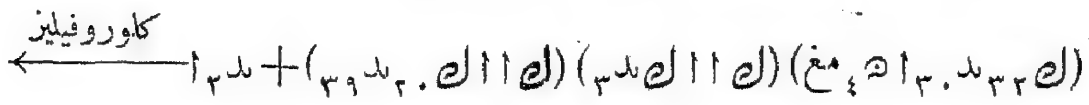
(٤) الإستريزات (٤) .

وهي طائفة الإنزيمات التي تساعد التحلل المائي للمواد المحتوية على رابطة

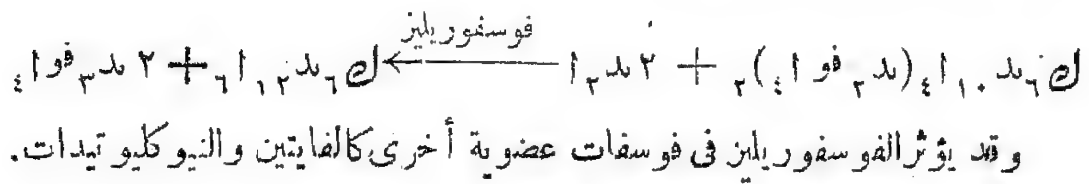
إستيرية مع إطلاق الأحماض والكحولات ، ومن أمثلتها :

« ليبين » ويحلل هذا الإنزيم الدهون إلى أحماض دهنية وجلسرين . وهو موجود في البذور المحتوية على مواد زيتية كبذور الخروع .

« كلوروفيلين » (١) وهو موجود في الأوراق الخضراء ويحلل الكلوروفيل إلى كلوروفيلسيد وفيتول (٢) (كحول الفيتيل) .



« فوسفوريلاين » (٣) وهو يساعد التحلل المائي لإستر فوسفات الهكسوز إلى سكر هكسوز وحامض الفوسفوريك .



وكما تساعد إنزيمات الهضم المتقدمة التحلل المائي للواد المعقدة إلى مركباتها البسيطة فإنها تساعد كذلك ، تحت ظروف معينة ، تكاثف المركبات البسيطة إلى مواد معقدة . فقد نجح « كروفت هيل » (٤) منذ عام ١٨٩٨ في بناء المولتوز بمساعدة « مولتين » من محلول مركز من الجلو كوز . كما نجح غيره فيما بعد في بناء الدهون من الإسترات بواسطة « الليبين » .

إنزيمات التأكسد والاختزال

تشمل هذه المجموعة جميع الإنزيمات التي تساعد أكسدة بعض المواد واختزال بعضها الآخر ، فكل عملية تأكسد تكون مصحوبة بعملية اختزال . وتنطوي عملية التأكسد على فقد الاليكترونات السالبة من المادة المؤكسدة ، وانتقالها إلى العامل المؤكسد الذي يختزل في الوقت ذاته .

ومن أمثلة هذه الإنزيمات :

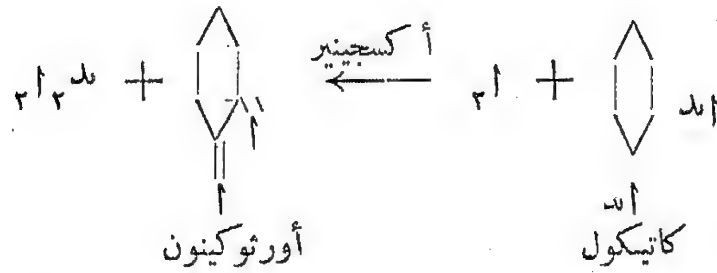
« بيروكسيداز » يعمل هذا الإنزيم على تنشيط فوق أكسيد الإيدروجين ، ويسبب فصل الأكسجين منه على الحالة الذرية النشطة ، مما يقوى كثيراً مفعول هذا المركب كعامل مؤكسد . فإذا أضيف فوق الأكسيد إلى إحدى المركبات الفينولية مثل الجواياكم (١) ، فإن هذا الأخير لا يتأكسد . أما إذا أضيف للخليط مستخلص البيروكسيداز ، فإن لون الجواياكم لا يلبث أن يتحول إلى الزرقة نتيجة لأكسده . وليس في مقدور الأنسجة النباتية (جذر الفجل مثلاً) المحتوية على البيروكسيداز أن تؤكسد الجواياكم إلا في وجود فوق الأكسيد . والجزء غير البروتيني من هذا الإنزيم هو في الغالب مركب حديدي (هيماتين) (٢) .

« مجموعة الأكسيداز » تقوم هذه المجموعة بأكسدة بعض المواد في وجود أكسجين الهواء الجوى . وإذا عرضت الأنسجة النباتية المحتوية على هذه المجموعة ، كأوراق بعض أنواع فصيلة المشمش أو البطاطس ، للهواء فإنها تتلون بلون بني ، أو تسود تدريجياً نتيجة لأكسدة بعض المركبات الفينولية الذائبة في العصير الخلوي . وفي استطاعة مثل هذه الأنسجة أن تؤكسد الجواياكم مباشرة ، أى دون حاجة لإضافة فوق أكسيد الإيدروجين كما في حالة الأنسجة المحتوية على البيروكسيداز .

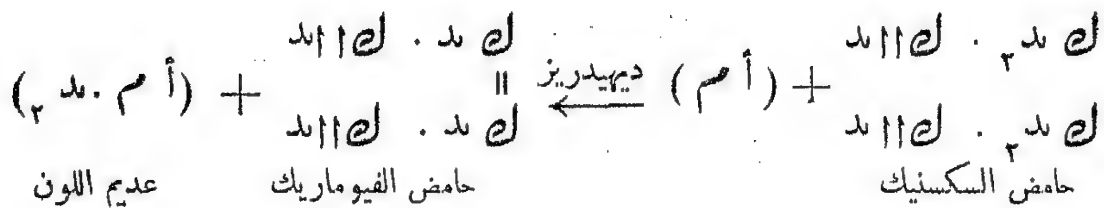
وقد أمكن استخلاص مجموعة الأكسيداز من درنات البطاطس . واتضح أنها بروتيد نحاسي ، وأن نشاطها مرتبط بوجود النحاس ، بحيث إذا خلت منه خلواً تماماً فإنها تكون غير فعالة .

ويبدو أن هذه المجموعة تتركب من إنزيمين « الأكسجيناز (٣) » والبيروكسيداز . أما الأول فإنه ينشط الأكسجين الجزيئى ويجعله قابلاً للاتحاد بالإيدروجين المستخلص من بعض المركبات الموجودة بالخلية ، كالكاتيكول (٤) ، فيتكون

فوق أكسيد الإيدروجين . وفي هذا المركب يؤثر إنزيم البيروكسيداز كما سبقته الإشارة . وفضلا عن ذلك فإن المركب الفاقد لإيدروجينه يستحيل إلى عامل مؤكسد قوى ، مما يؤدي إلى مضاعفة قوة تأكسد مجموعة الأكسجين .



« الديهيدروجينيزات أو الديهيدريزات » (١) تساعد هذه الإنزيمات التأكسد والاختزال عن طريق نقل الإيدروجين . ويلزم لأداء عملها أن يوجد بوسط تفاعلها مادة تعطي الإيدروجين وتسمى « مانح الإيدروجين » (٢) ، وأخرى تكون أكثر ميلا للاتحاد بالإيدروجين وتسمى « قابل الإيدروجين » (٣) . فإذا أضيف حامض السكسينيك ، مثلا ، إلى مستخلص نسيج نباتي يحتوي على إنزيم « الديهيدريز » فإنه لا يحدث تغيير حتى في وجود الأكسجين الجزيئي . أما إذا أضيف لهذا الخليط قليل من أزرق الميثيلين ، فإن حامض السكسينيك يفقد الإيدروجين ويتحول إلى حامض الفيوماريك ، وفي الوقت ذاته يختزل أزرق الميثيلين نتيجة لاتحاده بالإيدروجين إلى مركب عديم اللون . وإذا رمزنا لأزرق الميثيلين بالرمز (أم) فإنه يمكن إيضاح التفاعل هكذا :

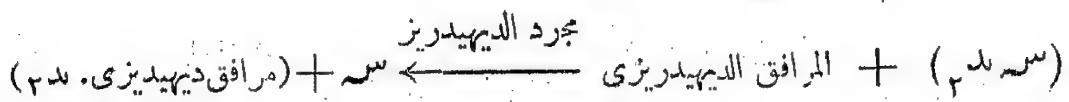


وقد أمكن استخلاص ديهيدريزات عديدة من أنسجة نباتية مختلفة يؤثر كل منها في « مانح إيدروجين » معين . فمستخلص بذور البرتقال والبرقوق يقصر لون

أزرق المشيلين في وجود حامض الأكساليك أو أملاحه . ويحتوي مستخلص بذور الفاصوليا على ديهيدريزات تعمل في وجود أحماض السكسينيك والفورميك والماليك . كما يوجد ديهيدريز السيتريك في بذور الخيار .

وتوجد في الأنسجة النباتية طائفتان من الديهيدريزات ، تعمل إحداهما مع أكسجين الهواء الجوي مباشرة ، حيث يعمل هذا الأخير « قابلاً للإيدروجين » وتسمى « الديهيدريزات الهوائية » (١) . بينما تعجز الطائفة الأخرى عن التعاون المباشر مع الأكسجين الجوي ، ويتعين لأداء عملها وجود مادة أخرى تكون أقوى قابلية للإيدروجين من الأكسجين الجزيئي ، وتسمى « الديهيدريزات اللاهوائية » (٢) . وتتميز الثانية عن الأولى بحساسيتها للسمائيدات والكبريتيدات .

ولبعض أنواع الديهيدريز مرافقان ، يكون جزء الإنزيم البروتيني متحداً بأحدهما أو بالآخر . وقد أمكن فصل هذين المرافقين من الخلايا النباتية والحيوانية على صورة بلورية ، وعرف التركيب الكيميائي لكل منهما ويسمى أحدهما ، وهو مماثل للمرافق الزايميدي ، « المرافق الديهيدريزي رقم ١ » وهو نيوكليوتيد ثنائي فوسفو البيريدين (٣) . وأما الثاني « المرافق الديهيدريزي ٢ » فهو نيوكليوتيد ثلاثي فوسفو البيريدين (٤) . ويعتقد أن « مجرد الديهيدريز » (أي ديهيدريز) ينشط ذرتي إيدروجين في مادة تفاعله ، وأن المرافق الديهيدريزي يقبل هاتين الذرتين ويتحول إلى مركب مختزل . وإذا رمزنا لمانح الإيدروجين بالرمز (سه بد) فيوضح التفاعل كما يأتي :



« الميوثيزات » (٥) تقوم هذه الإنزيمات بمساعدة تأكسد واختزال المواد الألهيدية والسكيتونية عن طريق التحلل المائي ، حيث يختزل

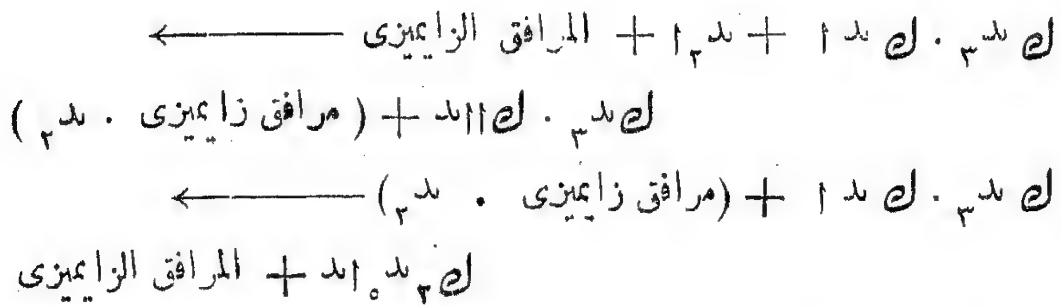
Anaerobic dehydrases (٢) Aerobic dehydrases (١)

Diphospho - pyridine - nucleotide (٣)

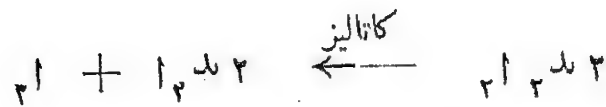
Triphospho - pyridine - nucleotide (٤)

Mutases (٥)

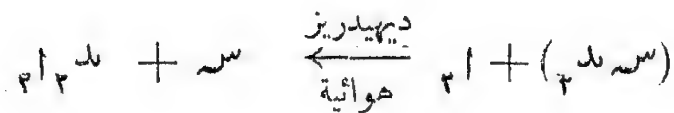
أحد الجزئيات إلى الكحول المقابل بينما يتأكسد جزئ آخر من نفس المادة أو من أخرى إلى الحامض المقابل . ويتعين لأداء عمل هذه الإنزيمات وجود المرافق الزايمي ، (أنظر ص ١١٦) بوسط تفاعليها . ويمكن إيضاح خطوات التفاعل في حالة الأستالدهيد مثلاً كما يأتي .



« كاتاليز » . ينحصر فعل هذا الإنزيم في مادة واحدة هي فوق أكسيد الإيدروجين ويسبب فصل الأكسجين منه على الحالة الجزيئية ، ومن أجل ذلك لا تكون لهذا الإنزيم قوة تأكسد إطلاقاً .



ويوجد هذا الإنزيم في خلايا المتعضيات الهوائية حيث يقي أنسجتها من تجمع فوق أكسيد الإيدروجين بتركيز يؤدي إلى تسممها . ويتسكون فوق الأكسيد بالخلايا عند ما يعمل الأكسجين الجزيئي قابلاً للإيدروجين ، في عمليات التأكسد الدهيدريزية .



إنزيمات الاختمار

تشمل هذه المجموعة جميع الإنزيمات التي تساعد انحلال المركبات العضوية إلى مكوناتها البسيطة ، دون حاجة إلى الماء .

« معقد الزايمز » ^(١) كان من المعتقد أن الزايمز إنزيم واحد ، إلا أنه أصبح

من المحقق أنها مجموعة إنزيمية مركبة تشتمل ، ضمن ما تشتمل عليه من الإنزيمات ، على « الفوسفوريلاز » ، و « الجللايكوليز » (١) و « الميوتيزات » ، و « الديهيدريزات » و « السكرابوكسيلاز » . وتعمل هذه المجموعة على شطر جزىء سكر الجلاوكوز (اليمينى) أو الفركتوز (اليمينى) أو المانوز (اليمينى) إلى ثنائى أكسيد كربون وكحول إثيل .

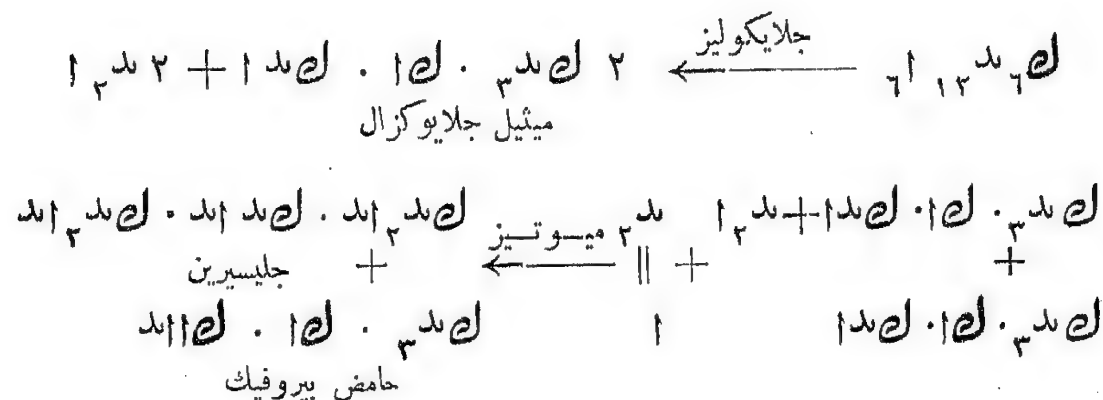


وقد أوضح العلماء أن الزايمين يتركب من جزئين ، أحدهما تودى به الحرارة (٢) ويسمى فى الوقت الحاضر « مجرد الزايمين أو أپوزايمين » ، ويتألف من طائفة عديدة من الإنزيمات ، من بينها تلك السالف ذكرها . وأما الجزء الآخر فهو مركب عضوى لا يتأثر بالحرارة (٣) وقابل للانتشار ويسمى « مرافق الزايمين » ، ويمكن فصله بالترشيح خلال مرشح جيلاينى دقيق . ويلاحظ أن المتخلف الإنزيمى بالمرشح لن يساعد ، عند إعادة نثره فى الماء ، اختصار سكر الهكسوز ، وكذلك لن يفعل الراشح . أما عند خلط بعض الراشح بالمتخلف فإن التفاعل يتم كالمعتاد . وقد دلت الدراسة الكيميائية على أن المرافق الزايمينى عبارة عن نيوكليوتيد مزدوج أطلق عليه « نيوكليوتيد ثنائى فوسفو الپيريدين » ، وفضلا عن ذلك فإن استمرار النشاط الزايمينى يتوقف أيضاً على وجود فوسفات غير عضوية وأيونات ماغنيسيوم بوسط التفاعل .

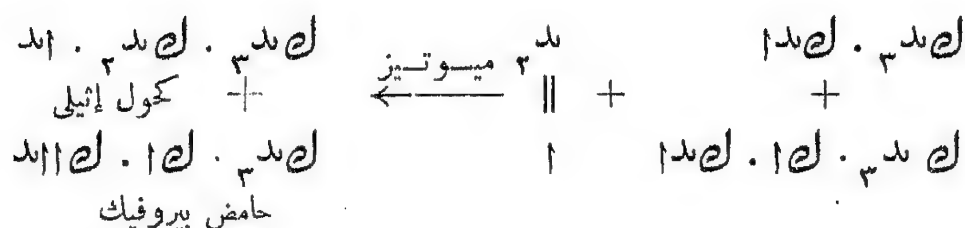
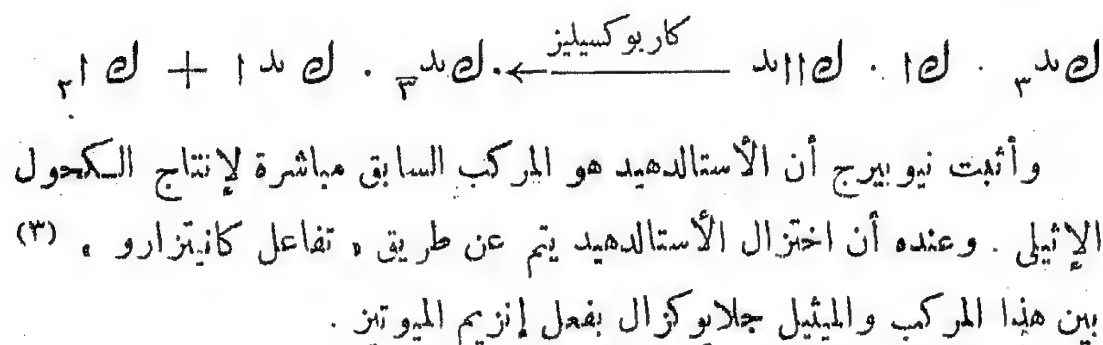
وتتم عملية شطر الهكسوز فى سلسلة طويلة من التفاعلات الرئيسية تودى آخر الأمر إلى إنتاج الكحول وثنائى أكسيد الكربون . وقد وضعت نظريتان لإيضاح خطوات هذه العملية :

(١) نظرية « نيوبيرج » ، (٤)

ذهب نيوبيرج إلى أن الهكسوز يتجزأ بفعل إنزيم « الجللايكوليز » ، إلى



ثم يتجزأ الحامض البيروثي بإنزيم الكاربوكسيلين إلى أستالدهيد وثاني أكسيد كربون .

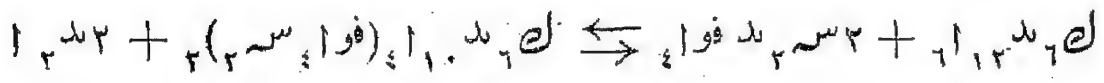


أما الكحول الإيثيلي فيتراكم كنواتج نهائية لعملية الاختيار ، بينما يفقد الحامض
البيروثي بمجموعته الكربوكسيلية بإيزيم الكاربوكسيلاز ، وبذلك ينطلق مزيد من
ثاني أكسيد الكربون ويتراكم . ثم يتحد الأستالدهيد الناتج مع كمية جديدة من
الميثيل جلایوكزال المتكون . أي أن عملية الاختيار تستمر إلى أن يستنفد
السكر جمعه .

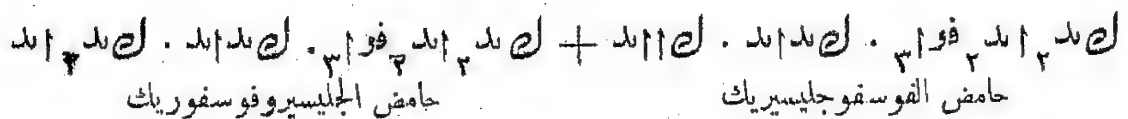
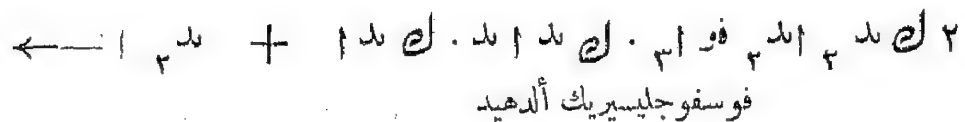
(٣) نظرية « مايرهوف » (١)

يتركز وجه الاختلاف بين هذه النظرية الحديثة وسابقتها في التحليل لتكوين الحامض البيروفي أثناء عملية الاختار ، وفي التحليل لاختزال الأستالدهيد فيما بعد إلى الكحول الإيثيلي .

ويفترض أن الخطوة الأولى من عملية الاختار هي تكوين أحادي وثنائي فوسفات الهكسوز بفعل إنزيم « الفوسفوريلاز » ومرافقه . ويتألف المرافق الفوسفوريلاز من الأحماض أحادي وثنائي وثلاثي فوسفوريك الأدينوزين (٢) . وينتقل حامض الفوسفوريك إلى الهكسوز من أحد هذه الأحماض ، وتوصف هذه الخطوة « بالتفسفر » (٣) .



ثم يتحول ثنائي فوسفات الهكسوز إلى فوسفوجاليسيريك ألدهيد (سكر ثلاثي فوسفوري) ومركب أسيتوني (٤) يتحول معظمه إلى فوسفوجاليسيريك ألدهيد أيضاً . ويؤثر أحد أنواع « الميو تيز » ، في هذا الألدهيد مؤدياً إلى إنتاج حامض الفوسفوجاليسيريك والجاليسيروفوسفوريك .



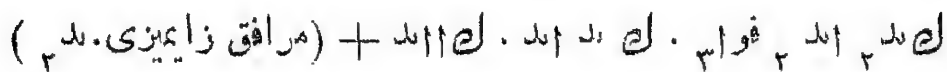
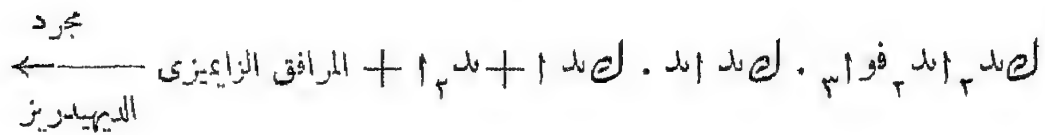
Meyerhof's theory (١)

Adenosine mono-, di- & tri-phosphoric acids (٢)

Phosphorylation (٣)

Phosphodioxyacetone (٤)

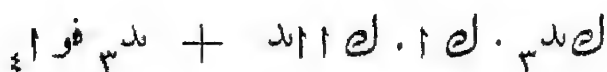
ويتحلل حامض الجايسير وفوسفوريك تحاللا مائيا إلى حامض فوسفوريك وجايسيرين. وقد يتحد حامض الفوسفوريك المنطلق مع أحد المرافقات الفوسفوربايضية، كأن يتحد مثلا مع حامض أحادي فوسفوريك الأدينوزين ليكون حامض ثنائي أو ثلاثي فوسفوريك الأدينوزين. وهناك ما يدل على أن الفوسفوجايسيريك ألدهيد قد يتحول إلى حامض الفوسفوجايسيريك عن طريق نقل إيدروجينه إلى المرافق الزايميزي بفعل أحد أنواع الديهيدرين.



ثم يحدث تحور جزئي داخلي في حامض الفوسفوجايسيريك تكون نتيجته انتقال شق الفوسفات إلى ذرة الكربون الوسطية.



وباستخلاص الماء يتحول هذا المركب إلى حامض الفوسفوپروفيك الذي ينتج عند تحلله حامض البيروفيك وحامض الفوسفوريك.



ويتفق مايرهوف مع نيوبيرج في أن الاستالدهيد هو المركب السابق مباشرة لإنتاج الكحول وأنه يتكون مع ثنائي أكسيد الكربون عن طريق فقد حامض البيروفيك لمجموعته الكربوكسيلية بفعل إنزيم السكر بوكسيليز ومرافقه. إلا أن مايرهوف يرجع اختزال الاستالدهيد إلى كحول إيثيلي إلى تفاعله مع

الفوسفوجليسيريك ألدهيد الذي يتأكسد في الوقت ذاته إلى حامض
الفوسفوجليسيريك بفعل أحد أنواع إنزيم الميو تيز .

له ٣ بد ٣ فواس . له بد ١ . له بد ٣ . له بد ١ + له بد ٣ ←

له بد ٣ له بد ٣ فواس . له بد ١ . له بد ١ + له بد ٣ . له بد ١

ويتراكم الكحول الإيثيلي كنتاج نهائي . بينما يتحول حامض الفوسفوجليسيريك
على النحو السالف ، ويستمر إنتاجه وتحوله إلى أن يستنفد السكر كله .

التحول الغذائي (الايض)

المواد التي تدخل النبات الأخضر من البيئة المحيطة به هي في الغالب مركبات غير عضوية في أبسط صورها . ومن هذه المركبات البسيطة يستطيع النبات أن يبني أنواعاً متعددة من مركبات تتفاوت في درجة تعقيدها كالسكريبات والبروتينات والدهون والإنزيمات والفيتمامينات وغيرها . ويحتاج تكوين هذه المركبات إلى تثبيت كميات كبيرة من الطاقة في جزيئاتها تظل كامنة بها طالما بقيت المركبات ثابتة . ويطلق على العمليات الكيميائية التي تعانها مكونات الخلية ذاتها أو مواد يبيتها وتؤدي إلى تثبيت الطاقة و البناء ، (١) .

وقد تستغل بعض هذه المركبات استغلالاً مباشراً في بناء جسم النبات نفسه ، كما قد يتركب بعضها الآخر داخل الخلية النباتية ويستنفد شيئاً فشيئاً في عمليات أخرى . وتتضمن بعض هذه العمليات تجزئة المركبات المعقدة إلى مركبات أقل تعقيداً أو إلى مكوناتها الأصلية البسيطة ، مما يؤدي إلى إطلاق بعض أو كل الطاقة الكامنة بجزيئاتها . فيتاح للنبات استغلالها في عملياته الحيوية المختلفة . ويطلق على مثل هذه العمليات المؤدية إلى إطلاق كامن الطاقة والهدم أو الانتقاض ، (٢) . ويعبر عما يتم داخل الخلية الحية من عمليات البناء والهدم المتزاوجة ، بالتحول الغذائي أو الأيض ، (٣) .

وفضلاً عن امتصاص الخلايا الخضراء للطاقة الشمسية ، فإن الطاقة المستعملة في البناء إنما هي تلك التي تنطلق من عمليات الهدم المختلفة ، وبخاصة من عمليات التأكسد التنفسية .

ويلاحظ أن انتظام التحول الغذائي بالخلية النباتية إنما يتوقف ، إلى جانب احتفاظ البروتوبلازم بتناسق مركباته تناسقها الطبيعي ، على توازن عمليات البناء والانتقاض . ويكون التوازن بين البناء والانتقاض في صالح أولهما أثناء نمو النبات . أما عندما يضار تركيب الخلية فإن ذلك يؤدي إلى اختلال عمليات التحول ، وهي الحال المعبر عنها بالانحلال الذاتي ، (٤) . وعندها تتراكم بالخلية منتجات ليس من المألوف وجودها في الحالة الطبيعية .

البناء

(١) بناء المواد الكربوايدراتية (التمثيل الكربوني)

يتم بناء المواد الكربوايدراتية باتحاد عناصر الكربون والإيدروجين والأكسجين. وهذا الاتحاد تلزمه الطاقة. وتحصل النباتات الخضراء على هذه الطاقة بامتصاص موجات خاصة من الطاقة الضوئية بواسطة الكلوروفيل. وإذا لم يتيسر للنبات الأخضر الحصول على الطاقة الضوئية، كما لو وجد بالظلام، فإن عملية البناء الكربوايدراتي لا تتم إطلاقاً، ولذلك أطلق على هذه العملية والبناء الضوئي^(١). أما المتعضيات البسيطة عديدة الكلوروفيل، كالبيكتيريا مثلاً، فإنها لا تحصل على الطاقة اللازمة لبناء مركباتها الكربوايدراتية والعضوية المختلفة من الضوء، بل من مصدر آخر هو الطاقة الكيميائية المنطلقة من عمليات التأكسد التي تقوم بها هذه المتعضيات. وليست المواد المؤكسدة في هذه الحالة هي مما يتركب منه جسم المتعضي، وليكنها مركبات غير عضوية توجد في البيئة الخارجية. ففي وجود الأكسجين يؤكسد النيتروزوموناس^(٢) والنيتروكوككس^(٣) مركبات النشادر إلى نترات. ويؤكسد النيتروباكتريا^(٤) النترات إلى نترات. وتؤكسد بيكتيريا الكبريت كبريتيد الإيدروجين إلى كبريتات (أنظر ص ٩٦). وتؤكسد بيكتيريا الحديد^(٥) مركبات الحديدوز إلى مركبات الحديدك. وتنطلق من مثل هذه العمليات طاقة يستغلها المتعضي في اختزال ثاني أكسيد الكربون وبناء مركبات جسمه المختلفة. وقد أطلق على هذا النوع من البناء الذي يعتمد اعتماداً كلياً على تحول الطاقة الكيميائية من نوع إلى آخر «البناء الكيميائي»^(٦) تمييزاً له عن البناء الضوئي المعتمد على استعمال الطاقة الضوئية.

أطوار عملية البناء الضوئي

المواد الخام التي تتكون منها المواد الكربوايدراتية هي الماء وثاني أكسيد

Photosynthesis (١) Nitrococcus (٣) Nitrosomonas (٢)

Nitrobacter (٤) Chemosynthesis (٦) Iron bacteria (٥)

الكربون (أما الماء) فيمتصه النبات من التربة ويصل إلى أوراقه (مراکز البناء) خلال الأوعية الخشبية. وأما ثاني أكسيد الكربون فإنه ينتشر من الهواء الجوي خلال فتحات الثغور إلى الغرف والمسافات الهوائية، ثم إلى جدر خلايا النسيج الميزوفيلي حيث ينوب في الماء المبلل لهذه الجدر، ثم ينتشر إلى داخل الخلايا إما على هيئة غاز مذاب في الماء أو على هيئة حامض كربونيك إلى أن يصل إلى سطوح البلاستيدات الخضراء. وهناك تحدث سلسلة من التفاعلات تنتهي بتكوين جزئ الكربوايدرات المعقد.

ومنذ عام ١٨٧٠ وضع العالم « باير » (١) نظريته الشائعة المعروفة « بنظرية الفورمالدهيد » والتي مؤداها أن عملية البناء الضوئي تتم في مرحلتين :
(الأولى) وهي مرحلة اختزال حامض الكربونيك (ثاني أكسيد الكربون والماء) إلى فورمالدهيد بفعل الطاقة الضوئية .

٦ ٤ ٣ + ٢ ← ١ ٢ ٣ + ٤
(الثانية) وهي مرحلة تجمع جزيئات الفورمالدهيد إلى سكر

٦ ٤ ٣ ← ١ ٢ ٣ + ٤

وقد عني الباحثون - منذ ذلك التاريخ - بالتحقق من صحة هذه النظرية . فحاول بعضهم (٢) الكشف عن وجود الفورمالدهيد في خلايا أوراق أنواع متعددة من النباتات ، أثناء عملية البناء الضوئي ، بواسطة مركب يسمى « دايميدون » (٣) من شأنه أن يتحد بالفورمالدهيد اتحاداً سريعاً مكوناً بلورات مميزة من « فورمالدوميدون » (٤) . وقد حصلوا على نتائج إيجابية دلت على وجود الفورمالدهيد بكميات ضئيلة جداً (٠,٠٨ - ٠,١٥) حجم لكل مائه جرام من الأوراق الرطبة) . ويؤخذ من هذا أنه إذا كان الفورمالدهيد ناتجاً وسطحياً لعملية البناء الضوئي ، فلا بد إذن أنه يتجمع بسرعة بالغة إلى سكر . ويحتمل ألا يكون للفورمالدهيد تأثير سام على الخلايا الحية في مثل هذه التركيزات المنخفضة . ولم يستطع هؤلاء الباحثون الحصول على نتائج إيجابية لوجود الفورمالدهيد في الأوراق

النباتية في الظلام، أو في الأوراق المحرومة من ثاني أكسيد الكربون، أو في المستخلصات الكلوروفيلية، أو في الأوراق المقتولة أو المخدزة. على أن البعض (١) قد شكك في صحة هذه النتائج بدعوى أن الفورمالدوميدون يمكن إنتاجه بتفاعل ضوئي كيمائي بين حامض الكربونيك والدايميدون. أي أن النتائج السالفة لا تزال مفتقرة إلى ما يميزها.

وقد ذهب بعض الباحثين (٢) إلى الزعم بأن الفورمالدهيد المتكون هو نوع نشط غير سام، يختلف عن النوع العادي السام من حيث الترابط الكيميائي بين الذرات المكونة لجزيئاته.

د — ل — د

الفورمالدهيد النشط

د — ل — د

الفورمالدهيد العادي

و ادعى هؤلاء أنه في الإمكان إنتاج السكريات عملياً من ثاني أكسيد الكربون والماء تحت تأثير موجات ضوئية خاصة، مع تكوين الفورمالدهيد النشط كنتائج وسطى. وقد حاول كثيرون بعد ذلك أن يكرروا هذه التجارب بغية التحقق منها ولكنهم عجزوا، الأمر الذي يشكك في صحتها.

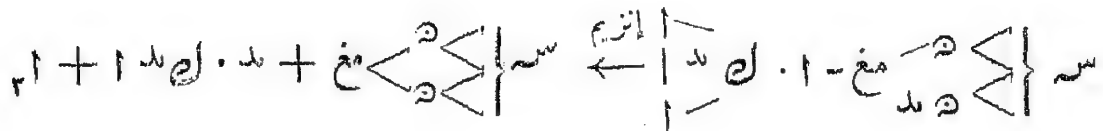
وحاول فريق آخر من الباحثين التثبت من نظرية الفورمالدهيد عن طريق اختبار مقدرة النباتات الخضراء على استعمال الفورمالدهيد في بناء الكربوهيدرات عند حرمان هذه النباتات من ثاني أكسيد الكربون، وإحاطتها بتركيز مناسب من بخار الفورمالدهيد - أو بإذابة الفورمالدهيد في المحلول الغذائي بتركيز لا يتجاوز ٠.٢٤ و.و. - فدلّت نتائج تجاربهم على زيادة المحتويين السكري والنشوي وكذلك الوزن الجاف لبعض الأفرع المورقة أو الأوراق النباتية عند حفظها تحت هذه الظروف زيادة واضحة عن نظائرها في جو خال من الفورمالدهيد وتحت ظروف مماثلة.

على أن أ. ب. بيشناتز (٣) قد عجز عن إثبات هذه النتائج. ولم يكن الأمر قاصراً على عدم توافر الدليل بأن واحداً من النباتات التي اختبارها يستطيع أن

Baly & others 1927-1929 (٢) Barton-Wright & Pratt 1930 (١)

Paechnatz 1937 (٣)

المرحلة الثالثة - وهي مرحلة كيميائية ، فيها يشطر فوق الأوكسيد بفعل إنزيم خاص يشبه الكاتاليز (من حيث فصل الأكسجين على الحالة الجزئية) مما يؤدي إلى إطلاق الكلوروفيل ، وإنتاج الفورمالدهيد والأكسجين .



وتدل التقديرات السمية للكلوروفيل الموجود في الأوراق قبل وبعد عملية البناء الضوئي على أن محتواها الكلوروفيل لا ينقص أثناء العملية .

المرحلة الرابعة - وفيها تتجمع جزيئات الفورمالدهيد بمجرد إنتاجها بفعل مجموعة إنزيمية ، أو ربما إنزيم معين ، إلى سكر . ونظراً لكون هذه المجموعة الإنزيمية أكثر نشاطاً من إنزيم إنتاج الفورمالدهيد ، فإن هذا المركب لا يتراكم بتاتا في الخلايا ، بل يتحول مباشرة إلى سكر هكسوز .



ويؤخذ من الأدلة العملية المسلم بها حالياً أن عملية البناء الضوئي تشتمل على أربع خطوات : (١) طور انتشاري (٢) تفاعل كيميائي واحد على الأقل (٣) تفاعل ضوئي كيميائي (٤) تفاعل واحد على الأقل ينشط نوع من الإنزيم .

أما الخطوة الأولى وهي انتشار جزيئات ثنائي أكسيد الكربون المذاب أو حامض الكربونيك من الجدار الخلوي إلى البلاستيدات الخضراء فملا شك في حدوثها .

وأما الاستدلال على أن واحداً على الأقل من التفاعلات التي تنطوي عليها عملية البناء الضوئي هو من النوع الكيميائي البحت . فيأتي من أن المعامل الحراري لعملية البناء الضوئي يكون - في المجال الحراري من ١٠ إلى ٢٥ °م - قريباً من ٢ متى كانت قوة الإضاءة وكذلك تركيز ثنائي أكسيد الكربون عاليين نسبياً . ومعلوم أن المعامل الحراري للعمليات الكيميائية يتراوح من ٢ - ٣ . ونظراً لأن العالم ، بلا كان ، هو أول من أوضح هذه الحقيقة ، فإنه يطلق على هذا التفاعل

عادة « تفاعل بلا كان » . ونظرا لأن حدوث هذا التفاعل لا يستلزم توافر الضوء ، بل يحدث في الضوء أو الظلام على السواء ، فإن هذا التفاعل يسمى أيضاً « تفاعل الظلام » (١) .

ويطلق على التفاعل الكيماوى الذى يتم على حساب الضوء الممتص فقط « تفاعل ضوئى كيماوى » (٢) . ويمكن الاستدلال على أن عملية البناء الضوئى تشتمل على مثل هذا التفاعل من أن هذه العملية تحدث فى الضوء فقط . والمعامل الحرارى للتفاعلات الضوئية الكيماوية يقرب من الوحدة . ويكون المعامل الحرارى للبناء الضوئى تحت تأثير قوى الإضاءة المنخفضة ، وحتى فى وجود تركيز عال نسبياً من ثانى أكسيد الكربون وملاءمة الظروف الأخرى لهذه العملية ، قريباً من الوحدة ، مما يدل على أن معدل البناء الضوئى يكون تحت هذه الظروف متحددأ بطوره الضوئى الكيماوى .

وبما يوضح أيضاً أن عملية البناء الضوئى تتضمن تفاعلا كيماوياً وآخر ضوئياً كيماوياً تلك النتائج التى أمكن الحصول عليها من تجارب (٣) عرضت فيها بعض النباتات لضوء متقطع . فعند ما عرض الطحالب « كلوريللا » (٤) لإضاءة متقطعة بمعدل ٥٠ ومضة فى الثانية - حيث فترات الإضاءة أقصر كثيراً (٠.٠٣٤ - ثانية) من فترات الظلام التى تمتلئها (٠.٠١٦٦ - ثانية) - زادت حصيللة البناء الضوئى لكل وحدة ضوئية حوالى ٤٠٠ فى المائة عند مقارنتها بالمعدل فى الضوء المستمر .

وعلى فرض أن التفاعل الضوئى الكيماوى يحدث أولاً - وهذا ما ترجحه أكثر الأدلة - فإن النتائج المتقدمة تفسر بأنه فى حالة الإضاءة المستمرة تتكون منتجات التفاعل الضوئى بأسرع مما يستطيع استعمالها فى التفاعل الكيماوى الأبطأ نسبياً . أما فى حالة الإضاءة المتقطعة ، فإن جميع أو معظم منتجات التفاعل الضوئى تستعمل فى التفاعل الكيماوى خلال فترة الظلام المتخللة ، فتزيد بذلك منتجات البناء الضوئى لكل وحدة ضوئية زيادة كبيرة .

Photochemical reaction (٢) Blackman or dark reaction (١)

Chlorella (٤) Emerson & Arnold 1932 (٣)

ومما يوحى بتدخل الإنزيمات في عملية البناء الضوئي أن المعامل الحرارى لهذه العملية ينخفض انخفاضاً سريعاً في المجال الحرارى فوق ٣٥°م تقريباً، الأمر الذى يتفق مع طبيعة التفاعلات الإنزيمية . ومما يعزز ذلك ، تلك التجارب (١) التى أجريت على أوراق نباتية أميتت بتجفيفها عدة أيام في درجة حرارة تتراوح بين ٣٠ ، ٣٥°م ، ثم سحقته وطحنته مع الماء وأضيفت إلى مزرعة من البكتيريا الضوئية . وتتألق مثل هذه البكتيريا في وجود الأكسجين فقط ، وتمكّن الكمية الجذ ضئيلة منه لإحداث تألقها ، ولذلك تعتبر هذه البكتيريا اختباراً بالغ الدقة للأكسجين ، وقد تكون أدق الاختبارات المعروفة . وقد اختفى تألق البكتيريا بمجرد استهلاك الأكسجين من معلق مسحوق الأوراق . إلا أن المزرعة عادت فتألقت عند إضاءة الخليط فترة قصيرة ، مما دل على انطلاق الأكسجين . وقد حصل على مثل هذه النتائج من أوراق نباتية أميتت بالتبريد . أما الأوراق التى أميتت بالتسخين السريع أو بمخدر ، كالإثير ، فقد عجزت عن إطلاق الأكسجين . ويبدو أن هذه النتائج تدل على أن أحد أطوار عملية البناء الضوئي يمكن أن يستمر بعد مثل هذه المعاملات الشديدة ، كما في الحالتين الأولىين . ونظراً لأن الأوراق تفقد هذه القدرة بعد المعاملات التى من شأنها أن تهلك الإنزيمات ، كما في الحالة الأخيرة ، فمن المعتقد أن يكون هذا الطور من عملية البناء الضوئي ذا طبيعة إنزيمية . وغنى عن الذكر أن هذه التجارب لا تدل على أن جميع التفاعلات الكيميائية والإنزيمية والكيمائية الضوئية التى تتضمنها عملية البناء الضوئي يمكن أن تحدث في الأوراق المجففة كحدوثها في الأوراق الحية .

ونظراً لأنه لا يعرف شيء محدد في الواقع عن طبيعة تفاعلات البناء الضوئي ، كما أنه لا يعرف على وجه التحقيق مع أى مركبات الكلوروبلاست يتحد الماء وثاني أكسيد الكربون ، ولا من أى المواد في الخلية ينطلق الأكسجين ، ولا نوع المادة السابقة لإنتاج السكر بوايدرات ، فقد أجمل بريجز (٢) عملية البناء الضوئي في الصورة المبسطة التالية :

- (١) $S + K \rightleftharpoons A$ س ك
 (٢) $S + P \rightleftharpoons S$ س ط س
 (٣) $S + B \rightleftharpoons V$ س ب ص
 (٤) $V \leftarrow S + B$ ص ← س + ب منتجات (كربوايدرات وأكسجين)

حيث س مادة ما (قد تكون السكوروبيل)، س ك معتقد (من س وثاني أكسيد الكربون) تنشطه الطاقة الضوئية المعتصة، فتحويله إلى س ن، ب عامل مساعد (إنزيم) يتحد مع مادة تفاعله س ن ليعطى المركب ص الذي يتحلل منتجا الكربوايدرات والأكسجين ومعيداً إطلاق س، ب.

ويعتقد بريجز، أن التفاعلات ١، ٢، ٣ عكسية. وقد تمثل المعادلة الأخيرة (رقم ٤) تفاعل بلاكان، في عملية البناء الضوئي. ويتأثر هذا التفاعل كغيره من التفاعلات الإنزيمية بدرجة الحرارة، إذ يقرب معامل الحرارة من ٢. وهو يتشبط أيضاً تثبطاً شديداً بالمركبات السامة، كالسيانيدات. وهذا بخلاف التفاعل الضوئي الكيميائي (رقم ٢) فإنه لا يتأثر بالحرارة ولا يمثل هذه المركبات.

ومن الواضح أن وجهة نظر بريجز، لا تسكاد تختلف في جوهرها عما ذهب إليه «فيلشيتير وشتول» في افترضها المتقدم. إلا أن بريجز كان محاذراً جداً لحد أن يشير إلى مواد متفاعلة في العملية عدا ثاني أكسيد الكربون، وإلى منتجات عدا الأكسجين والكربوايدرات.

منتجات البناء الضوئي

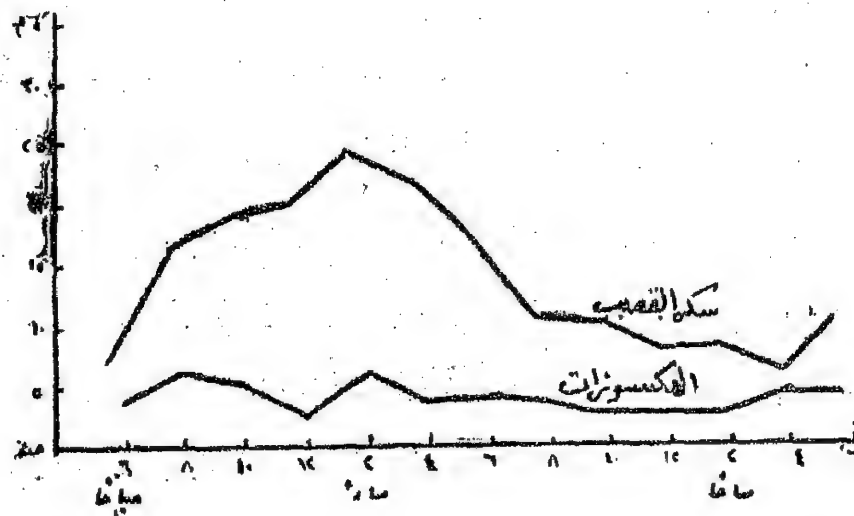
منتجات البناء الضوئي هي الكربوايدرات البسيطة والأكسجين الذي ينتشر معظمه إلى الخارج، وقد يستغل بعضه في عملية التنفس بالنبات.

وقد تضاربت آراء الباحثين فيما يتعلق بنوع أول مادة كربوايدراتية تنتج من عملية البناء الضوئي. فقد كان العالم «ساكس» يعتقد أن النشا هو الناتج الأول لهذه العملية نظراً لظهوره بالأوراق الخضراء في الضوء واختفائه منها في الظلام.

على أنه قد أصبح من المحقق منذ حين أن أول منتجات هذه العملية هو مادة سكرية، وأن النشا هو ناتج ثانوى لتفاعل آخر مستقل .

وهناك ثلاثة أنواع من السكريات التى توجد بصفة عامة فى الخلايا الورقية أثناء عملية البناء الضوئى ، وهى الجلوكوز والفركتوز والبينيسا الدورة وسكر القصب . وقد أجريت محاولات عادة لمعرفة أى هذه السكريات يكون لإنتاجه أولاً .

ويؤخذ من تحليل أوراق عدد من أنواع النباتات أن كمية الهكسوزات (الجلوكوز والفركتوز) تظل ثابتة تقريباً طوال اليوم ، بينما تزايد كمية سكر القصب أثناء اطراد عملية البناء الضوئى ، وتتناقص تنافصاً سريعاً عند توقف هذه العملية . وتوضح المنحنيات شكل (٢١) التغيرات اليومية فى تركيز السكريات المختلفة بأوراق نبات الذرة .



شكل (٢١) التغيرات اليومية فى تركيز السكريات مقدرة بالجرامات بكل متر مربع من السطح الورقى لنبات الذرة .

وقد فسر بعض الباحثين هذه النتائج بدلائلها على أن سكر القصب هو الناتج الابتدائى لعملية البناء الضوئى . بينما فسرها آخرون تفسيراً أقرب إلى المعقول بأن الهكسوزات هى المنتجات الابتدائية ، وأن الزائد منها فوق تركيز معين يتحول سريعاً إلى كربوايدرات أكثر تعقيداً مثل سكر القصب أو النشا . أى أن تركيز الهكسوزات يظل ثابتاً تقريباً ، بينما يتناسب تركيز سكر القصب والنشا مع معدل عملية البناء الضوئى .

ومما يعزى هذا التفسير تلك التجارب (١) التي أوضحت أن الأجزاء غير الخضراء من الأوراق النباتية المبرقشة تحتوى على سكر قصب فقط ، بينما تحتوى أجزاؤها الخضراء التي تتم فيها عملية البناء الضوئى على سكر قصب وهكسوزات . وفى إحدى التجارب حفظت أوراق نبات الجارونيا ، فى الظلام إلى أن خلت خلواً تماماً من السكر وايدرات . ثم عرضت للضوء فترة قصيرة جداً فتكونت بها الهكسوزات فقط . أما سكر القصب فقد استلزم ظهوره بالأوراق أن تكون فترة التمريض للإضاءة أطول . وأطول منها تلك الفترة اللازمة لظهور النشا .

أما أى الهكسوزات هو الناتج الابتدائى الجلو كوز أم الفركتوز فأمر غير معلوم على وجه التحقيق . ويتجه الظن بالبعض إلى أن الناتج الأول هو نوع آخر من أحدهما يعرف بالنوع النشط (سكر جاما) (٢) . ويمكن تحول هذا النوع سريعاً إلى السكر الآخر .

ويتكون سكر القصب من الجلو كوز والفركتوز . أما النشا فقد يتكون بتكاثف الجلو كوز . والنشا وسكر القصب هما من منتجات الادخار المؤقتة بخلايا الميزوفيل ، وتختلف نسبتتهما باختلاف نوع النبات . ولا يتكون النشا فى بعض أنواع النباتات . أما سكر القصب فإنه أكثر انتشاراً فى النباتات الخضراء .

تكوين النشا

إذا حفظ النبات فى مكان مظلم إلى أن تخلو خلاياه الميزوفيلية من النشا . ثم نقل إلى الضوء الساطع فإنه يمكن حينئذ الكشف عن ظهور النشا بالأوراق باختبار اليود المعروف خلال فترة قصيرة نسبياً تقل عن الساعة فى كثير من أنواع النبات .

على أن وجود النشا فى خلايا نسيج ما ليس بدليل على حدوث عملية البناء الضوئى بتلك الخلايا . ولكنه يدل قطعاً على تكوينه بتلك الخلايا لأن النشا

(١) Weevers 1924

(٢) Active or gamma - sugar

لا يقبل الذوبان في الماء ولا تستطيع جزيئاته الانتشار من خلية إلى أخرى . وتوجد حبيبات النشا بكثرة عادة في خلايا الأنسجة غير الخضراء أو في أنسجة الجذور أو الأعضاء النباتية الأخرى التي لا تتعرض للضوء إطلاقاً . وواضح أن عملية البناء الضوئي يستحيل حدوثها في مثل تلك الخلايا ، وأن النشا لابد أن يكون قد بنى من سكريات نقلت إلى تلك الخلايا من أجزاء النبات الخضراء .

إذن فالبناء الضوئي وتكوين النشا عمليتان متميزتان ، تحدث أولاهما في البلاستيدات الخضراء فقط وفي وجود الضوء . أما الأخرى فقد تحدث بالخلايا الخضراء ، ولكنها تتم أيضاً في كثير من الخلايا غير الخضراء وفي غياب الضوء غياباً تاماً ، بفرض وجود تركيز مناسب من السكر في الخلايا وتوافر بعض الظروف الفسيولوجية الداخلية . ويتكون النشا بالخلايا غير الخضراء داخل بلاستيدات عديدة اللون .

وتمثل المعادلة التالية تكوين النشا من سكر الجلوكوز :



ومنها يتضح أن جزيء النشا يتكون من عدد كبير (n) من جزيئات الجلوكوز اليميني الدورية ، مع استخلاص عدد مماثل من جزيئات الماء . أما قيمة n الحقيقية فغير معلومة .

والتركيز الحرج من السكريات البسيطة اللازم لتكوين النشا في أوراق كثير من أنواع النبات جد منخفض . وقد قيل إنه يقل عن نصف جرام لكل مائة جرام من الوزن الرطب لأوراق أغلب أنواع النبات ، مما يجعل تكوين النشا في الخلايا الميزوفيلية لمثل هذه النباتات يلي مباشرة عملية البناء الضوئي ، نظراً لتحول أكثر السكر الناتج من العملية الأخيرة إلى نشا . ويزيد المحتوى النشوي لأوراق أغلب أنواع النبات عادة خلال فترة النهار . بينما يتناقص هذا المحتوى عادة أثناء ساعات الليل نظراً لتحلل كل النشا أو جزء منه إلى جلوكوز ، وانتقاله من الخلايا في صورة هذا السكر أو مادة كربوهيدراتية أخرى قابلة للذوبان .

وبما يدل أيضاً على أن تكوين النشا عملية مستقلة تماماً عن عملية البناء الضوئي أن النشا لا يتكون في الخلايا الميتة وفيلية لعدد من أنواع النبات، بينما تتم عملية البناء الضوئي في هذه الخلايا بنفس الطريقة التي تتم بها في جميع النباتات الأخرى الخضراء . وتتميز العائلات الزنبقية والزرجسية والجنطيانية والمركبة والخيمية بعجز أوراق كثير من أنواعها عن تكوين النشا بها . وبالمثل لا يتكون النشا بالأجزاء غير الخضراء من الأوراق المبرقشة (بعضها على الأقل) . ومع ذلك فإنه إذا زيد تركيز السكر صناعياً بخلاياها عديمة الكلوروفيل - وذلك بجعل مثل هذه الأوراق تطفو فوق محلول من سكر الجلوكوز - فإن هذا يؤدي إلى تكوين النشا بها . وقد وجد عملياً أن التركيز $\frac{1}{10}$ س (أساسي) من الجلوكوز يناسب تكوين النشا بالأجزاء غير الخضراء من أوراق الجارونيا المبرقشة .

(٢) بناء المواد البروتينية (التمثيل الأزوتي)

تحتوى جميع البروتينات على عناصر الكربون (٥٠ - ٥٤ ٪) والإيدروجين (حوالى ٧ ٪) والأكسجين (٢٠ - ٢٥ ٪) والأزوت (١٦ - ١٨ ٪) . وبالرغم من أن بعض البروتينات الحيوانية لا تحتوى على الكبريت فإن هذا العنصر يوجد على ما يظهر فى جميع البروتينات النباتية ، ومع ذلك لا تتجاوز نسبته فى الجزيئات البروتينية ٢ ٪ . ويضاف للعناصر المتقدمة فى طائفة البروتينات النووية عنصر الفوسفور .

وليس فى مقدور النباتات الخضراء أن تستعمل الأزوت الغازى الموجود فى الهواء الجوى استعمالاً مباشراً فى بناء مركباتها العضوية المحتوية على الأزوت . ولذلك فإن المركبات الأزوتية الممتصة من التربة هى مصدر الأزوت الوحيد للنباتات الأرضية الخضراء . وتوجد أربعة أنواع من المركبات التى تستطيع مثل هذه النباتات استعمالها وهى :

(١) النترات (٢) النتريت

(٣) أملاح النشادر (٤) مركبات الأزوت العضوية

وتمتص أغلب النباتات معظم أزوتها على هيئة نترات ، ومع ذلك فإن النباتات تحتوى عادة - فى الظروف العادية - على كميات ضئيلة فقط من النترات ، وذلك بسبب اختزال نيتروجين أيونات النترات إلى صور أخرى بمجرد دخولها فى النبات . على أنه قد تراكم ، تحت ظروف معينة ، كميات كبيرة من النترات فى أنسجة النباتات دون أن يكون لها آثار سامة . ثم قد تستعمل هذه النترات المتراكمة فيما بعد فى عملية التحول الأزوتى بالنبات . وفى بعض الأحيان تبدو أعراض النقص الأزوتى بالنباتات بصورة حادة ، فى حين لا تزال تحتوى أنسجتها على كميات هائلة من النترات . إذ بالرغم من قدرة مثل هذه النباتات على امتصاص النترات ، فإن ظروف التحول الداخلية لا تكون مساعدة على استعمالها فى تكوين المركبات الأزوتية العضوية .

والخطوة الأولى في استعمال النترات بالنبات هي اختزالها إلى نترات . ومن ثم فإن النباتات تستطيع أن تستعمل الأخيرة كمصدر للأزوت ، إلا أنه قلما تكون النترات مصدراً هاماً لهذا العنصر في الطبيعة .

وتنمو أنواع كثيرة من النباتات عند إمدادها بأملح نشادرية نمواً مماثل أو يفوق نموها عند إمدادها بالنترات . ويرجع ذلك إلى أن نيتروجين المركبات النشادرية يكون في صورة مخزلة اختزالاً كبيراً ، وبمائلة للصورة التي يوجد عليها في الأحماض الأمينية . وقلما تتراكم أيونات النشادر - خلافاً لأيونات النترات - بتركيزات محسوسة بالنبات .

على أن النباتات تمتص ، حتى عند إضافة المخصبات النشادرية إلى الأراضي الزراعية ، كثيراً من الأزوت إن لم يكن معظمه على هيئة نترات . إذ تقوم بعض أنواع من البكتيريا في مثل هذه الأراضي بتحويل أملاح النشادر تحويلاً سريعاً إلى نترات (انظر ص ١٤٦) .

وتوجد في بعض أنواع التربة ، نتيجة لتعفن الفضلات العضوية ، كميات صغيرة على الأقل من أحماض أمينية وغيرها من مركبات الأزوت العضوية . وهناك أدلة كثيرة على قدرة النباتات على امتصاص واستعمال مثل هذه المركبات في بناء البروتينات . والأوزان الجزيئية للبروتينات كبيرة جداً حتى قورنت بأوزان غيرها من الجزيئات . وتدل بعض التقديرات على بلوغ الأوزان الجزيئية لإحدى المجموعات البروتينية ٣٤,٥٠٠ ، وللمجموعة أخرى ٦٨,٠٠٠ ، ولثالثة ١٠٤,٠٠٠ ، ولرابعة ٢٠٨,٠٠٠ ، وتصل في بعضها إلى نحو ٥٠٠,٠٠٠ .

ومعظم المعلومات عن تركيب جزيئات البروتينات مأخوذ من دراسة منتجات تحللها . وتحلل البروتينات عند معاملتها بالأحماض أو القلويات أو الإنزيمات المناسبة . وعلى الدوام ، يكون الناتج النهائي لتحلل أية مادة بروتينية تحللاً كاملاً خليطاً من أحماض أمينية مختلفة . وينتج خلال عملية التحلل البروتيني عدد من المركبات المتوسطة التعقيد بين البروتينات والأحماض الأمينية :

بروتينات ← بروتينوزات ← بيتونات ← عديدات الببتيد ←
ثنائيات الببتيد ← أحماض أمينية

ومن الواضح إذن أن الأحماض الأمينية هي الوحدات التركيبية التي تبنى منها
بروتينات وكذلك منتجات التحلل البروتيني الوسطية في الخلايا الحية .

أطوار البناء البروتيني

تبنى المواد البروتينية في الخلايا النباتية من المركبات الأزوتية الممتصة من
التربة ومن المواد الكربوايدراتية أو مشتقاتها المجزأة بالنبات . وتتم عملية بناء
البروتينات في مراحل رئيسية ثلاث :

(١) مرحلة اختزال النترات

نظراً لأن الأزوت يكون في حالة تأكسد عالية (- ٥ إم) بالنترات ، بينما
يكون في الأحماض الأمينية وغيرها من المركبات العضوية في حالة اختزال
عالية ، فن الواضح إذن أن يكون اختزال الأزوت هو إحدى الخطوات في بناء
الأحماض الأمينية وغيرها من المركبات الأزوتية العضوية بالنبات ، متى كانت
النترات هي مصدر الأزوت . وتخزل النترات أولاً إلى نترات ، وهذه تخزل
بدورها إلى مجموعتي ه يد ، ه يد ه الموجودتين في المركبات العضوية .

وتحتاج كل خطوة من خطوات اختزال الأزوت إلى طاقة . وقد أوضحت سرعة
اختفاء النترات من الأوراق النباتية المضادة ، بالنسبة لنظائرها المظلمة أو الموضوعة
في الظلام ، إلى اقتراح أن الطاقة الضوئية يمكن استعمالها استعمالاً مباشراً في اختزال
النترات . إلا أنه قد أصبح من المحقق حدوث هذه العملية في غياب الضوء غياباً
كاملاً ، بشرط توافر الكربوايدرات بأنسجة النبات . ففي إحدى التجارب غذيت
أوراق نباتية و بعض طحالب ، مع حفظها في الظلام ، بسكريات ونترات فزاد محتواها
البروتيني تحت هذه الظروف . فدل ذلك على أن للضوء تأثيراً غير مباشر فقط في
عملية البناء البروتيني . ويبدو أن الاختزال السريع للنترات في الأنسجة الخضراء
المضادة إنما يرجع إلى علو المحتوى الكربوايدراتي لمثل هذه الأنسجة .

ومن المسلم به ، بوجه عام ، أن الطاقة اللازمة لاختزال النترات إنما تستمد من عملية التنفس . وقد يتضاعف معدل تنفس الأنسجة النباتية عدة أضعاف عند بدء اختزال النترات بها . ولا تستهلك المواد الكربوايدراتية أثناء اختزال النترات في عملية التنفس فحسب ، بل تستعمل إلى جانب ذلك في إنتاج المركبات الأزوتية العضوية التي تبني أثناء هذه العملية .

ولقد نجحت دايكرسون ، (١) عام ١٩٢٤ في تتبع بعض خطوات اختزال النترات تتبعاً كيمائياً دقيقاً في نبات الطماطم . فقد نقلت بعض النباتات النامية نمواً سريعاً من التربة إلى مزرعة رملية نقية . ثم روت هذه النباتات بمحلول غذائي ينقصه الأزوت ، واستمرت كذلك إلى أن أصبحت أنسجتها لا تعطي أى اختبار للنترات أو النتريت أو الأمونيا أو الأحماض الأمينية ، في حين أنها كانت تحتوى على مواد كربوايدراتية وفيرة . وعندئذ أضيفت نترات السكاليسيوم إلى المزرعة الرملية ، فامتصت أيونات النترات بسرعة بحيث أمكن كشفها في جميع أجزاء النبات في بحر أربع وعشرين ساعة . وقد اكتشفت أيضاً إثارة من النتريت في قسم قليل من النباتات . وبعد ست وثلاثين ساعة ، تواجدت النتريت بكميات هائلة في قسم السوق وفي أنسجة أخرى مختلفة ، كما أمكن كشف إثارة من الأمونيا في جميع المناطق . وبعد ثمان وأربعين ساعة كانت النتريت أقل بينما كانت أيونات النشادر أكثر ، ونقصت كمية النشا في قسم النباتات وصغريات الأوراق ، كما وجدت أيضاً كمية قليلة من الأسباراجين . وبعد مضي ثلاثة إلى خمسة أيام ، أصبحت النتريت ضئيلة جداً والأمونيا قليلة وتوافرت الأحماض الأمينية ، كالأسبارطيك والالانين والسستين وغيرها ، بكثرة في الأنسجة النباتية . وقد استمرت كميتها تتزايد ثلاثة أسابيع ، نقص في غضونهما محتوى الأنسجة الكربوايدراتي ووجد بها أيضاً حمض السكسينيك والماليك .

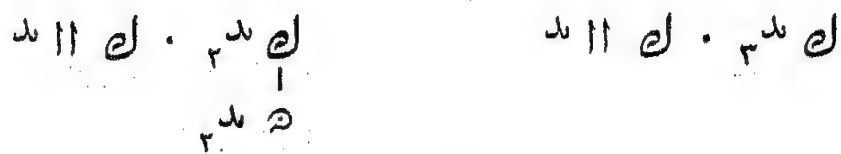
وتؤثر درجة الحرارة تأثيراً ملحوظاً في مقدرة النباتات على اختزال النترات .

ففي نبات الطماطم مثلاً وفي درجة حرارة ١٣°م يتم اختزال النترات وبناء المركبات الأزوتية العضوية ببطء بالغ، بالرغم من أن النترات تكاد تتمتع لحينها. أما في درجة ٢١°م فيحدث الامتصاص وكذلك اختزال أيونات النترات بسرعة كبيرة.

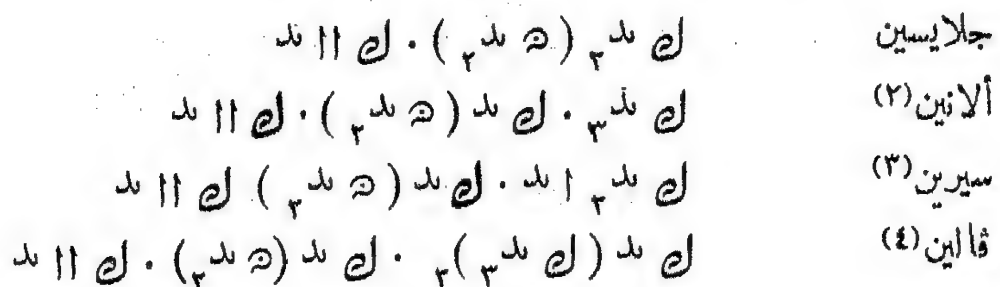
وما لم تكن ظروف التحول الغذائي غير عادية فإن الأمونيا، التي تنشأ عادة من اختزال النترات، تتواجد في الأنسجة النباتية بكميات جد ضئيلة نظراً لاستعمالها، فيما يظهر، في تكوين مركبات أخرى بمعدل مماثل لمعدل إنتاجها.

(٢) مرحلة تكوين الأحماض الأمينية

تتحد الأمونيا الناتجة من اختزال النترات بالأنسجة النباتية، أو من الأملاح النشادرية الممتصة، مع مشتقات المواد الكربوهيدراتية مكونة أحماضاً أمينية. ولهذا المركبات، كما يفهم من اسمها، خواص الأحماض والأمينات. إذ يحتوي كل حامض أميني على مجموعة كربوكسيلية واحدة على الأقل (-COOH) وبمجموعة واحدة أو أكثر من المجموعات الأمينية (-NH₂). وأبسط حامض أميني هو الجلايسين (١) وهو عبارة عن حامض الخليك الذي استبدلت فيه مجموعة أمينية بإحدى ذرات الإيدروجين في المجموعة الميثيلية :



وعلى الدوام تتصل المجموعة الأمينية، أو إحدى المجموعات الأمينية عند تعددها في الجزيء، بذرة الكربون التي تلي المجموعة -COOH مباشرة. ونورد فيما يلي أسماء بعض الأحماض الأمينية الهامة المعروفة، وكذلك معادلاتها الكيميائية :



[ل ١ (٥ د ٢) . ل ٢ د ٢ (٥ د ٢) . ل ١١ د ١] أو الجلوتامين
[ل ١ (٥ د ٢) . ل ٢ د ٢ (٥ د ٢) . ل ١١ د ١] أو كليهما .

والسستين هو الحامض الأمين الوحيد المحتوي على الكبريت ، والذي حصل
عليه من التحلل المائي للبروتينات النباتية .

والظاهر أن بناء الأحماض الأمينية يمكن حدوثه في أغلب الخلايا النباتية
الحية . على أنه في بعض أنواع النباتات يتم اختزال النترات وكذلك بناء
الأحماض الأمينية بصفة أساسية في الجذور الصغيرة ، ولا يحدث إلا القليل من
ذلك أو لا يحدث على الإطلاق في أعضاء النبات الهوائية . ومن أمثلة هذه
النباتات التفاح والخوخ والأسبارجس والرجس وبعض الحشائش . وفي أنواع
أخرى من النباتات ، كالبنسلة والبقول والطمطم ، يكون اختزال النترات وبناء
الأحماض الأمينية سائدين في أعضائها الهوائية .

(٣) مرحلة تكوين البروتينات

يسود الاعتقاد بأن البروتينات تتكون باتحاد جزيئات أحماض أمينية عديدة .
ويستند هذا الاعتقاد إلى ما يأتي :

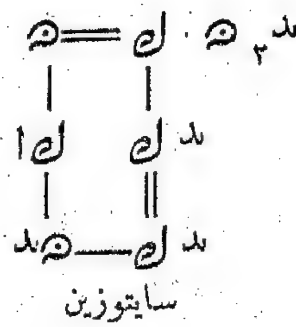
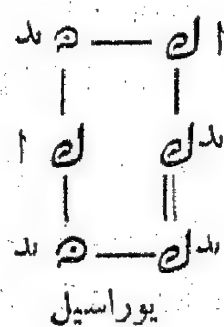
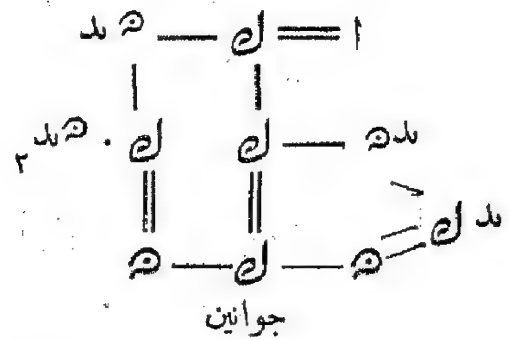
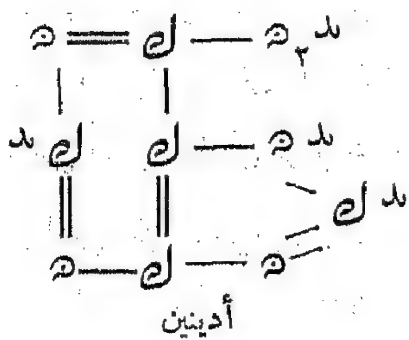
- ١ - تلتصق البروتينات عند تحللها تحللاً كاملاً خليطاً من أحماض أمينية مختلفة .
- ب - يزيد المحتوى البروتيني لبعض أنواع البذور أثناء نضجها على حساب
نقص الأحماض الأمينية بها .

ج - نجح « إميل فيشر » (١) في ربط ثمانية عشر جزيئاً من جزيئات حمضية
أمينية (خمسة عشر من الجلايسين وثلاثة من الليوسين) بعضها مع بعض بروابط
ببتيدية ، منتجاً مركباً يعرف « بعديد الببتيد » . والرابطة الببتيدية هي تلك التي
تتحد فيها المجموعة الأمينية لإحدى الجزيئات الحمضية الأمينية مع المجموعة
الكربوكسيلية لجزيء حمضي أميني آخر ، مع استخلاص الماء . وأبسط « ثنائي
ببتيد » هو ذلك الذي ينتج من تكاثف جزيئين من الجلايسين :

البروتوبلازمية. أما في كثير من البذور ، وفي بعض أعضاء أخرى ، فإن تسكاتها
يؤدي إلى تكوين بروتينات الادخار . وتحلل معظم هذه البروتينات فيما بعد
إلى أحماض أمينية تنتقل عادة إلى أنسجة أخرى حيث يعاد تشكيلها .

أما البروتينات التزاوجية فهي تلك البروتينات التي توجد متحدة اتحاداً كيموياً ،
أو مرتبطة ارتباطاً طبيعياً ، مع مركبات أخرى بالخلايا . ويطلق البعض على
مثل هذه الوحدات المعقدة « بروتيدات » .

وأما البروتينات النووية ،^(١) فهي مجموعة من البروتينات المعقدة التي تؤلف
جزءاً كبيراً من بروتينات النواة في كل من الخليتين النباتية والحيوانية . وتتكون
البروتينات النووية باتحاد البروتينات مع الأحماض النووية . والأحماض النووية
مركبات معقدة تنتج عند تحليلها تحليلًا مائياً كاملاً حامض الفوسفوريك ، ومادة
كربوايدراتية (ريبوز - يميني الدورة عادة) ، وقاعدتي بيورين (جوانين
وأدينين)^(٢) ، وقاعدتي بيريميدين (سايتوزين ويوراسيل)^(٣) . وجزئيات هذه
القواعد حلقية وتحتوي على الأزوت .

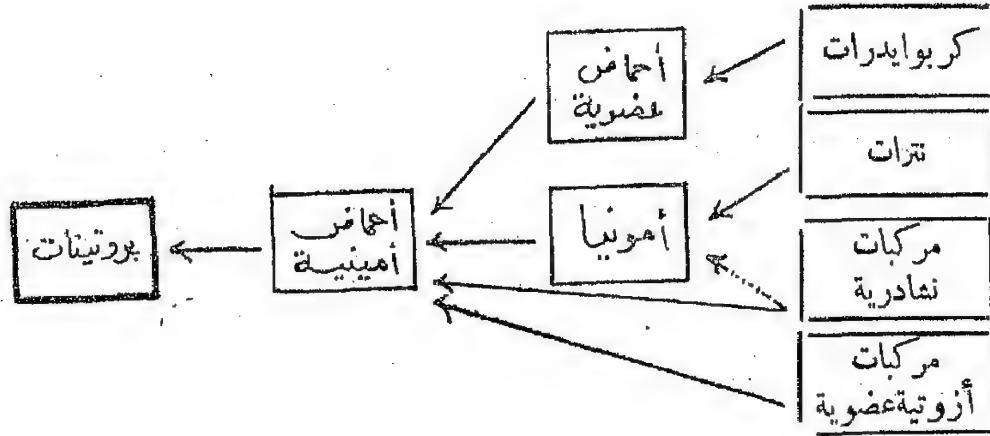


Nucleoproteins (١)

Two purine bases (guanine & adenine) (٢)

Two pyrimidine bases (cytosine & uracil) (٣)

ويمكن إيضاح الخطوات المختلفة في بناء البروتينات إيضاحاً تخطيطياً كما يأتي :



شكل (٣٢)

نقطة التعادل الكهربائي للبروتين

نقطة التعادل أو الحياد هي النقطة التي يتساوى عندها عدد الكاتيونات مع عدد الأنيونات البروتينية . أو هي النقطة التي يكون عندها البروتين كأنه عديم الشحنة .

وإذا وجدت البروتينات مع ذرات كهربية في وسط أكثر حموضة من نقط تعادلها ، فإن البروتينات تحمل شحنات موجبة وتعمل كقلويات وتتحد مع الأنيونات فقط مكونة أملاحاً بروتينية حامضية (١) . أما إذا كان الوسط أكثر قلوية من نقط التعادل ، فإن البروتينات تكون سالبة الشحنة وتعمل كأحماض وتتحد مع الكاتيونات فقط مكونة أملاحاً من نوع بروتينات القاعدة ، (٢) .

وقد قدر بعض العلماء (٣) نقط التعادل الكهربائي للبروتينات النباتية ، فوجد أنها تتراوح بين ٣٫٤ ، ٥٫٦ . وتبلغ في المتوسط ٤٫٨ .

ونظراً لأن العصير الخلوي للأنسجة النباتية يكون عادة طفيف الحموضة فقط (الأس الإيدروجيني من ٥٫٥ — ٦٫٥) ، فإن البروتينات النباتية تكون في

(١) Protein-acid salts (٢) Base-proteins

(٣) Pearsall & Ewing 1924

الحالة العادية على الجانب القلوى من نقط تعادلها الكهرباى . ومن أجل ذلك فإنها تعمل كأيونات .

وعند نقطة التعادل ، تنخفض قابلية ذوبان البروتين إلى أدنى حد ويترسب عادة ترسيباً عكسياً ، لأن البروتين يعود إلى الذوبان إذا ما زيدت حموضة أو قلوية المحلول . وعندها أيضاً ، تبلغ قابلية البروتين لتشرب الماء والانتفاخ فيه حداً الأدنى ، ومن أجل ذلك ينفصل البروتين عن مائه بأسهل ما يكون عند هذه النقطة . أما فى المحاليل الزائدة الحموضة أو القلوية عن نقطة التعادل الكهرباى ، فإن انتفاخ البروتينات يزداد ، كما تزداد خثورتها وضغطها الأزموزى ودرجة توصيلها .

(١) تثبيت الآزوت

تستطيع طائفتان من البكتيريا أن تثبت الآزوت الجوى فى مركبات عضوية وهما :

(١) بكتيريا رمية (سaprophytic) (٢) تتحصل على طاقتها من مواد عضوية عفنة فى التربة .

(٢) بكتيريا تكافلية (٣) تعيش فى جذور أفراد العائلة البقولية .

أما تثبيت الآزوت بواسطة الطائفة الرمية فتقوم به غالباً بمجموعتان من المتعضيات هما : مجموعة الآزوتوباكتريا ، (٤) المكونة من متعضيات هوائية شبه كروية ، و مجموعة الكلوستريديم ، (٥) وهى بكتيريا لاهوائية شبه عضوية . وكلا النوعين شائع فى التربة الجيدة التهوية ، حيث يتواجد النوع الهوائى حول سطوح حبيبات التربة ، بينما يوجد النوع اللاهوائى داخل تجمعات حبيبات التربة ، أو فى مناطق التربة التى تلاشى محتواها الأكسجينى بالتنفس .

Saprophytic bacteria (٢)

Azotobacter group (٤)

Nitrogen fixation (١)

Symbiotic bacteria (٣)

Clostridium group (٥)

وتعمل هذه البكتيريا على اتحاد الأزوت الغازى الموجود فى الهواء مع المركبات السكرى ويدرأية الموجودة فى التربة . أى أن لهذه المتعضيات القدرة على استعمال الأزوت الجزئى فى بناء البروتينات . أما الطاقة اللازمة للبناء فتأتى من تحلل أو أكسدة السكرى ويدرأيات وغيرها من المركبات العضوية التى يحصل عليها المتعضى من التربة . فمثلا يحلل الكلوستريديم جراما من السكرى ويدرأيات عند تثبيته ٢ - ٣ ملليجرامات من الأزوت ، ويؤكسد الأزوتوبا كتر جرام كربوايدرأيات عند تثبيته ١٠ ملليجرامات من الأزوت . ومن الجلى أن نشاط هذه البكتيريا يؤدى إلى توافر مركبات الأزوت العضوية المعقدة بالتربة .

ولا يوجد الأزوتوبا كتر عادة فى أنواع التربة التى تزيد حموضتها عن الأس الإيدروجينى ٦ . أما الكلوستريديم فيستطيع احتمال حموضة التربة التى تصل إلى الأس الإيدروجينى ٥ .

وأما تثبيث الأزوت عن طريق التكافل (١) فتقوم به أنواع مختلفة من رتبة « رايزوبيم » (٢) مثل « باشلس راديسيكولا » (٣) وهى بكتيريا عضوية تدخل جذور البقوليات عن طريق الشعيرات الجذرية وتسبب تكوين العقد على الجذور الصغيرة . وتعيش هذه البكتيريا داخل العقد . ومن ثم جاءت تسميتها « البكتيريا العقدية » (٤) - حيث تبنى مركبات أزووية عضوية من كربوايدرأيات العائل ومن الأزوت الغازى بالهواء الجوى .

وتستعمل النباتات البقولية بعض المركبات الأزووية التى تبنيها هذه المتعضيات فى عمليات تحويلها البروتينى . وقد تتسرب بعض هذه المركبات من العقد إلى التربة المحيطة ، بينما يظل بعضها الآخر مرتبطا ببروتينات الخلايا البكتيرية ذاتها .

Symbiosis (١)

Rhizobium (٢)

Bacillus radicicola (٣)

Nodule bacteria (٤)

(١) استجابة الأزوت المفسوى الى نترات

تؤثر بعض أنواع من البكتيريا على الأمونيا الناتجة من تحلل البروتينات وغيرها من المركبات الأزوتية العضوية فتحيلها إلى نترات . ويتم ذلك في مرحلتين : أولاها أكسدة الأمونيا إلى نترت ، وتقوم بها المتعضيات التابعة لرتبي نيتروزوموناس و نيتروزوكوكاس . . أما المرحلة الثانية وهي أكسدة النترت الناتجة فيقوم بها متعض آخر هو النيتروبا كتر .

وتختلف جميع هذه المتعضيات بعضها عن بعض اختلافا مورفولوجيا واضحا ، ولكنها تشابه فسيولوجيا من حيث استعمالها الطاقة المتحصلة من أكسدة الأمونيا أو النترت في البناء الكيميائي لمركباتها الكربوايدراتية من ثاني أكسيد الكربون والماء . ويبدو أن المواد الكربوايدراتية المتكونة لا تستعمل كمصدر للطاقة ، بل تستعمل في عملية التمثيل فقط بجسم المتعضي . ومن هنا تختلف عملية تنفس هذه البكتيريا اختلافا جوهريا عن عملية تنفس النباتات الراقية ومعظم النباتات الأخرى غير الخضراء ، من حيث كون هذه البكتيريا تتحصل على طاقتها من أكسدة الأمونيا أو النترت لا من أكسدة المواد الكربوايدراتية .

الهدم

عمليات الهدم هي، كما سبق الإشارة، الشق الآخر من عمليات التحول الغذائي. وتتضمن تجزئة المواد الغذائية المدخلة بالخلية إلى مركبات بسيطة لأجل إطلاق الطاقة الكامنة بها واستغلالها. فدوام الحياة في كل خلية حية إنما يتوقف على إمدادها بقدر مناسب من الطاقة لإمداداً مستمراً.

التنفس

يطلق على العملية المؤدية لجعل الطاقة بحيث يتيسر للخلية استغلالها والتنفس. وتحدث هذه العملية الهدمية بصفة دائمة في كل خلية حية، فتؤدي إلى إطلاق كامن الطاقة من بعض المواد المعقدة ذات المحتوى الطاقى الكبير، فيتاح للخلية استعمالها في شتى العمليات الحيوية الأخرى.

وتكون عملية الهدم تامة، بحيث تستحيل المادة المعقدة إلى مكوناتها الأصلية البسيطة، متى كانت الأنسجة النباتية محوطة بالأكسجين أو الهواء الجوى المحتوى على تركيز مناسب (لا يقل عن حوالى ٥ ٪) من الأكسجين. ويكون التنفس في هذه الحالة عبارة عن عملية تأكسد تام أو احتراق فسيولوجى للمادة المدخلة، وينطلق كل ما كان كامناً بها من الطاقة. ففي حالة الكربوهيدرات التى من نوع الهكسوز تؤدي أكسدة جرام جزئى (١٨٠، ١٨٠) من هذا السكر إلى إطلاق ٦٧٤ سعراً حرارياً.

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 674 \text{ سعراً}$$

أى أن جرام الهكسوز ينتج ٣,٧٤ سعراً. أما عندما تكون المركبات الدهنية هى المواد المؤكسدة في عملية التنفس، كما هى الحال بصفة خاصة في كثير من البذور، فإن القيمة الحرارية التقريبية لكل جرام من الدهن تبلغ ٩,٥ سعراً. وتبلغ القيمة الحرارية لجرام البروتين نحو ٥,٧ سعراً.

ويسمى هذا النوع من التنفس والأكسجينى أو الهوائى، (١).

أما إذا حفظت الأنسجة النباتية بعيدة عن الأكسجين ، فإن المادة المدخلة تتجزأ ، لاعتن طريق أكسبتها بل بفعل بعض الإنزيمات (كمعقد الزايميز) ، إلى مركبات متوسطة التعقيد . وتكون كمية الطاقة المنطلقة ضئيلة بالنسبة لما ينطلق من المادة ذاتها عند أكسبتها إلى خاماتها البسيطة .

ل٦ بد ١٢ ١١ ← زاييميز ٢ ل ٢ ل ٢ ل ٢ بد ١٢ + ٢٤ - ٢٨ سعراً
ويسمى هذا النوع من التنفس « التنفس اللا أكسجيني أو اللاهوائي » (١) .

وتؤدي استطالة فترة التنفس اللاهوائي إلى الإضرار ، أو حتى إلى إماتة كثير من الأنسجة النباتية . ويرجع ذلك إلى أن الطاقة المنطلقة أثناء هذه العملية تكون من الضئالة بحيث لا تكفي لأطراد جميع العمليات الحيوية الأخرى المعتمدة على الطاقة التنفسية ، كبناء الدهون والأحماض الأمينية وكثير غيرها من منتجات التحول الغذائي بالخلية النباتية ، فتعطل بعض هذه العمليات أو تتوقف نهائياً . وواضح من المعادلتين السابقتين ، أن أكسدة جرام واحد من الهكسوز أثناء التنفس الهوائي تؤدي إلى إطلاق قدر من الطاقة يبلغ نحواً من ستة وعشرين ضعفاً من الطاقة المنطلقة من نفس كمية الهكسوز في حالة التنفس اللاهوائي ، ولعل هذا أحد أسباب عدم احتمال كثير من الأنسجة - وعلى الأخص تلك التي تتم فيها عمليات التحول بنشاط تام - استطالة الظروف اللاهوائية . أما الأنسجة الشائخة البطيئة عمليات التحول ، كالفواكه الناضجة ، فتستطيع عادة احتمال الظروف اللاهوائية مدى أطول دون أن تضار .

هذا وقد تتركب بعض منتجات التنفس اللاهوائي ، كالكحول وغيره من المركبات الضارة ، بتركيزات عالية تؤثر في حيوية البروتوبلازم وتؤدي في معظم الأحيان إلى هلاكه .

المعرفة بين نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى

يرى بعض العلماء (١) أن لاعلاقة مطلقا بين نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى، وأن النوع الأخير إن هو إلا ظاهرة مرضية غير ذات معنى حيوى، أو هو تهيو حيوى ناتج عن نقص الأكسجين فى البيئة، تحت ظروف طبيعية نادرة، بحيث إذا استطالت هذه الظروف عجز النبات عن احتمالها.

على أنه توجد أسباب كثيرة تحمل على الاعتقاد فى وجود ترابط وثيق بين هذين النوعين من التنفس فى أنسجة النباتات الراقية.

فمنذ عام ١٨٧٨، وضع د فيفر، (٢) نظرية تتضمن وجود هذا الترابط، مؤداهما أن التنفس الهوائى يتم فى مرحلتين. فيتجزأ السكر فى أولاهما تجزئة لاهوائية إلى كحول إيثيلى وثانى أكسيد كربون. ثم يتأكسد الكحول فى المرحلة الثانية إلى ثانى أكسيد كربون وماء.

ومن أهم ما يؤخذ على هذه النظرية، ما أوضحته التجارب من أن الخلايا النباتية إما أنها تعجز عن أكسدة الكحول الإيثيلى، وإما أنها تؤكسده - إن استطاعت - بمعدل يقل كثيراً عن معدل أكسدة المادة السكرى بوايدراتية المشتق منها الكحول.

وفى عام ١٩٢٧، أدخل العالم الروسى د كوستيتشيف، (٣) تعديلا هاما على نظرية فيفر جعلها، على الأقل، أساسا صالحا لإيضاح الترابط بين نوعى التنفس فى خلايا النباتات الراقية. ومؤدى هذا التعديل أن المرحلة اللاهوائية لا تؤدى إلى إنتاج الكحول الإيثيلى، وإنما يتحول السكر فيها، بفعل بعض إنزيمات معقد الزايمين، إلى منتجات وسطية سهلة التأكسد (حامض الفوسفو جليسريك وحامض البيروفيك والأستالدهيد). ويتم هذه المرحلة فى وجود الأكسجين أو غيابه على السواء، أى أن هذه المرحلة هى الخطوة الأولى فى نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى

Lundsgaard & Boysen - Jensen (١)

Pfeffer (٢)

Kostytchev (٣)

صورة « أستالدوميدون » بإضافة مركب « الدايميدون » إلى أنسجة بعض النباتات الراقية أثناء تنفسها في الهواء الجوى .

٤ — الزيادة المؤقتة في معدل التنفس الهوائى للأنسجة النباتية بعد حفظها فترة من الزمن تحت ظروف لاهوائية . فعند إعادة تعريض أنسجة محرومة من الأكسجين لظروف هوائية ، يرتفع معدل تنفسها الهوائى ارتفاعاً مؤقتاً بالنسبة لمعدله قبل الفترة اللاهوائية . ويبدو أن مرد هذا الارتفاع هو تراكم المركبات الوسطية السهلة التأكسد بالخلايا أثناء الفترة اللاهوائية .

٥ — زيادة معدل تنفس البادرات النباتية عند تغذيتها بسكريات متخمرة ، مما يدل على إمكان استعمال بعض منتجات الاختمار الوسطية (ومن قبيل الاستنتاج ، منتجات التنفس اللاهوائى) كمادة استهلاك في عمية التنفس العادى .

٦ — عجز جميع إنزيمات التأكسد والاختزال عن تنشيط أكسدة السكر مباشرة . مع أن بعض هذه الإنزيمات نفسها تستطيع أن تؤدي إلى أكسدة منتجات التنفس اللاهوائى الوسطية إلى ثانى أكسيد كربون وماء .

وقد أجرى « بلاكان » وبعض تلاميذه (١) بحوثاً شاملة في نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى لثمار التفاح ، خلصوا من نتائجها بما يتفق ، بصفة عامة ، مع النظريات السابقة . وقد أضاف بلاكان لما تقدم نقطتين هامتين ، تلخص أولاهما في أن الحاجة للأكسجين غير قاصرة على أكسدة منتجات التنفس اللاهوائى الوسطية وحسب ، بل يبدو أن الأكسجين ذو تأثير هام في «تنشيط» (٢) جزيئات الهيكسوز . أى أنه كلما ازداد توافر الأكسجين حول الأنسجة ، ارتفع معدل تحول الهيكسوزات إلى الصورة النشطة (ربما جلو كوز - أو فركتوز - جاما) .

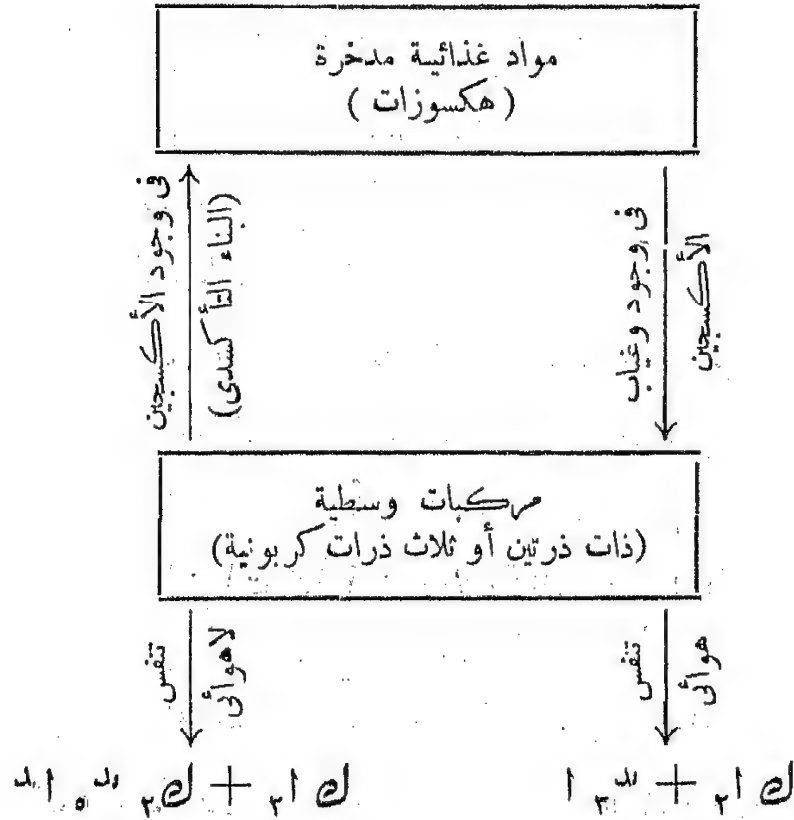
أما النقطة الأخرى المستنبطة من أبحاث بلاكان ، فهي أن كربون المركبات الوسطية لا يتأكسد جميعه إلى ثانى أكسيد كربون ، بل إن ثلاثة أرباع هذا الكربون تقريباً تعود فتهول - بطريقة مجعولة - إلى مركبات خلوية معقدة (ربما كربوايدرات) . وقد أطلق بلاكان على هذه العملية « البناء التأكسدى » (٣) .

Blackman & Parija (١)

Activation (٢)

Oxidative anabolism (٣)

ويظهر في شكل (٢٤) إيضاح تخطيطي للترابط بين عمليتي التنفس الهوائي واللاهوائي كما يراه بلاكان .



شكل (٢٤)

وقد استند بلاكان فيما خلاص إليه من نتائج إلى أن معدل استنفاد السكر ، في بعض الأنسجة النباتية كالنفاح ، يزيد تحت الظروف اللاهوائية زيادة واضحة عن معدل استنفاده في الهواء . أي أن وجود الأكسجين يعمل على حفظ مادة الاستهلاك في عملية التنفس .

ولكي يوضح بلاكان تأثير الأكسجين في حفظ كربوايدرات خلايا النفاح ، عمد إلى اتخاذ الوحدات السكر بونية أساساً لتقدير فقد السكر في وجود أو غياب الأكسجين ، وإلى اعتبار معدل فقد السكر بون أثناء التنفس الهوائي الوحدة ويؤخذ من معادلة التنفس اللاهوائي (ص ١٤٨) أن معدل فقد السكر بون من إنتاج الكحول الإيثيلي يبلغ ضعف معدله من إنتاج ثاني أكسيد السكر بون المقدر عملياً

أى أن كمية المادة المستنفدة فعلاً في التنفس تبلغ ثلاثة أضعاف الكمية المقدرة حسابياً من إنتاج ثاني أكسيد الكربون وحده .

معدل فقد الكربون أثناء التنفس الهوائى = ١

معدل فقد الكربون من إنتاج ثاني أكسيد الكربون في غياب الأكسجين = ١,٣

معدل فقد الكربون من إنتاج الكحول في غياب الأكسجين = ٢,٦

معدل فقد الكربون الكلى في غياب الأكسجين = ٣,٩

ويؤخذ من ذلك أنه في مقابل كل ذرة كربونية تفقد أثناء التنفس الهوائى ، تحفظ ٢,٩ ذرات كربونية كان مفروضاً تحوّلها ، في غياب الأكسجين ، إلى كحول وثاني أكسيد كربون .

وواضح أنه إذا لم يتغير معدل استهلاك السكر في غياب الأكسجين عن معدله في وجوده ، فإن نسبة معدل إنتاج ثاني أكسيد الكربون تحت ظروف لاهوائية إلى معدل إنتاجه تحت ظروف هوائية تكون (كما يؤخذ من معادلتى نوعى التنفس ص ١٤٧، ١٤٨) ٠,٣٣ . وقد قدر كثير من الباحثين هذه النسبة في كثير من الأنسجة النباتية ، فحصلوا على نتائج متعددة متباينة . ففي بذور الحنطة السوداء (١) حصل ليتش ، (٢) على قيم لم تتجاوز ، في المتوسط ، ٠,٣٣ . إلا قليلاً جداً . فاستدل من ذلك على عدم تغير معدل استنفاد السكر عند نقل هذه البذور من ظروف لاهوائية إلى أخرى هوائية . أى أن وجود الأكسجين لم يؤد إلى حفظ مادة الاستهلاك أثناء التنفس . أما الذرة والبسلة (٣) فقد قلت قيم النسبة فيما عن ٠,٣٣ ، مما يدل على أن معدل استهلاك مادة التنفس يزيد في الهواء عن معدله بعيداً عن الهواء . أى أن وجود الأكسجين لا يؤدى إلى عرقلة معدل فقد الكربون ، وإنما إلى سرعه . على أن النسبة قد بلغت من ٠,٤٢ إلى ٠,٥٨ في عباد الشمس ، ومن ٠,٣٧ إلى ٠,٤٢ في الكوسة ، ومن ٠,٤٠ إلى ٠,٧٢ في الخروع (أنظر جدول ٦) . ويبدو أن وجود الأكسجين يمكن أن يؤدى إلى عرقلة معدل فقد الكربون من مثل هذه النباتات .

Buckwheat, *Fagopyrum esculentum* (١)

Leach 1935—1936 (٢)

Zea mays and *Lathyrus odoratus* (٣)

التنفس اللاهوائي	بادرة	التنفس اللاهوائي	بادرة
التنفس الهوائي		التنفس الهوائي	
٠.١٥٢ } ٠.١٥٨ } ٠.١٥٧ } ٠.١٤٢ } ٠.١٤١ } ٠.١٣٧ } ٠.١٤٢ }	عباد الشمس	٠.١٣٥ } ٠.١١٨ } ٠.١٣٥ } ٠.١٢٠ } ٠.١٣٦ } ٠.١٣١ } ٠.١٣٦ }	بسلة الزهور
٠.١٤٣ } ٠.١٤٠ } ٠.١٧٢ }	الخروع	٠.١٣٧ } ٠.١٢٩ } ٠.١٢٨ } ٠.١٢٦ } ٠.١١٧ }	الحنطة السوداء
			الذرة

جدول (٦)

وإذا رمزنا لمعدل إنتاج ثنائي أكسيد الكربون هوائياً بالحرف ه ، فإن معدل فقد الكربون في الهواء يكون $\frac{1}{4}\frac{ه}{ل}$. وبالمثل ، إذا كان معدل إنتاج ثنائي أكسيد الكربون لاهوائياً ل ، يكون معدل فقد الكربون $\frac{1}{4}\frac{ل}{ه}$. وإذا كان معدل إنتاج الكحول الإيثيلي ، في المتوسط ، ل ه ، فإن معدل فقد الكربون يكون $\frac{1}{4}\frac{ه}{ل}$. وواضح أنه إذا كان وجود الأكسجين من شأنه أن يحفظ مادة الاستهلاك أثناء التنفس ، فإن قيمة $\left[\frac{1}{4}\frac{ل}{ه} + \frac{1}{4}\frac{ه}{ل} \right]$ — $\frac{1}{4}\frac{ه}{ل}$ ه أو بصورة أخرى $\left[(1 + \frac{ل}{ه}) - \frac{ه}{ل} \right]$ يجب أن تكون موجبة .

وبالاطلاع على جدول (٧) ، المأخوذ من تحليل نتائج « بوليسن ينسن » (١) التي قدر فيها النسب $\frac{ل}{ه}$ و $\frac{ه}{ل}$ معاً ، نجد ما يدل على حفظ مادة الاستهلاك أثناء التنفس في ثمار العنب الخضراء والزرقاء ، وفي جذور الجزر وفلفلات البسلة . ويبدو أن فقد الكربون يتم بمعدل واحد تحت الظروف الهوائية واللاهوائية في نوع البطاطس الذي لم ينتج كحولاً . على أنه قد يكون لوجود الأكسجين أثر

مادة الاختبار	$\frac{ل}{هـ}$	$\frac{ك}{ل}$ *	$\left[\frac{ك}{ل} (١.٩١ + ١) - \frac{هـ}{ل} \right]$
عنب أخضر . . .	١.٢٠	٠.٨١	١.٧١ +
عنب أزرق . . .	٠.٧٤	٠.٨٨	١.٣٣ +
جذر الجزر . . .	١.١٠	٠.٩١	١.٨٣ +
جذر الجزر . . .	٠.٥٨	٠.٦٩	٠.٦٠ +
فلقات البسلة . . .	٠.٨٣	٠.٦٥	١.٠٤ +
أوراق الناستورتي . . .	٠.٥٥	٠.٢٤	٠.٣٩ -
درنات البطاطس . . .	١.٠٠	صفر	صفر
درنات البطاطس . . .	١.١٠	٠.٢٠	٠.٤٧ +
درنات البطاطس . . .	٠.٧٣	٠.٣٣	٠.٢٦ +
بادرات الخردل . . .	٠.١٨	٠.٥٠	٠.٦٣ -

جدول (٧)

طفيف في حفظ مادة الاستهلاك في نوعى البطاطس الآخرين ، وإن كانت الفروق من الضآلة بحيث يجدر أن لا يرتب عليها نتائج قاطعة . أما في بادرة الخردل ، وإلى حد ما في أوراق الناستورتي ، فإن فقد مادة الاستهلاك كان أعظم في الهواء منه بعيداً عن الهواء .

وعما تجدر الإشارة إليه في هذا الصدد ، استكلاً للبحث ، أن افتراض البناء التأكسدى ، الذى ساقه بلاكان ، ليس إلا واحداً من عدة تفسيرات ممكنة للنتائج السالفة الدالة على حفظ مادة الاستهلاك في وجود الأكسجين . فإذا كان

* لو كان التنفس اللاهوائى منظوياً كالية على عملية اختار كحولى ، للزم أن تكون نسبة معدل إنتاج الكحول إلى معدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون ١.٠٤ ، أى نفس النسبة بين الكحول وثانى أكسيد الكربون الناتجين من التجزئة الزايميزية (الاختار الكحولى) بالمعمل . غير أن معظم القيم المعروفة لهذه النسبة تقل عن الوحدة ، كما يتبين من الأرقام المدرجة بالعمود الثانى من الجدول . وقد يرجع ذلك إلى تحول بعض الكحول ، بمجرد إنتاجه ، إلى مركبات أخرى ، أو إلى تراكم بعض منتجات التجزئة ، كالأستالدهيد ، إلى جانب الكحول الناتج .

صحيحاً ما ذهب إليه ليبمان ، (١) من خفض التجزئة الزايمية بفعل الأكسجين النشط ، فإنه يعال لحفظ الكربوايدرات بأن تجزئتها الهوائية ، إلى مركبات ذات ثلاث ذرات كربونية ، تكون أقل نشاطاً من تجزئتها اللاهوائية . وذهب البعض إلى أن معدل إمداد الإنزيم بمادة تفاعله يكون ، في وجود الأكسجين ، أبطأ منه تحت ظروف لاهوائية . أى أن هذا البعض يرجع حفظ الكربوايدرات إلى نقص في النفاذية ، أو إلى زيادة في المقامومة الداخلية . وعلى كل ، فإن تمحيص هذه الآفة باضات المختلفة لا يزال في حاجة إلى مزيد من البحث .

ومن الاعتراضات القائمة ضد هذه الافتراضات ، المبينة على وجود الترابط بين نوعي التنفس ، ما استشهد به لوندجارد ، من أن يودوخلات الصوديوم تعطل عملية الاختمار في فطر الخميرة تعطيلاً تاماً ، بينما هي لا تكاد تؤثر ، في البداية ، في امتصاص الأكسجين المستنفد . حسب اعتقاده - في أكسدة الكربوايدرات أثناء تنفس الخميرة الحية . ورتب لوندجارد على ذلك أن عمليات التأكسد التي يؤدي إليها امتصاص الأكسجين ، لا يلزم أن تتعلق بمنتجات التجزئة الزايمية في هذا الفطر . ووجد بويسن نفس ، أيضاً ، أن اختمار فلقات البسلة المنقوعة في محلول يودوخلات قد انخفض انخفاضاً أعظم نسبياً من انخفاض امتصاص الأكسجين ، ورأى بويسن في هذه النتيجة دليلاً إضافياً يعزز وجهة النظر القائلة باستقلال عملية التنفس عن عملية الاختمار .

على أن تيرنر ، (٢) (١٩٣٧) قد أجرى تجارب مماثلة ، مستعملاً أقراص الجزر ، خلاص من نتائجها إلى نقد ومعارضة ما انتهى إليه لوندجارد ومؤيدوه . ولاريب أن الاعتراضات السالفة لا تزال ، في مجموعها ، غير مقنعة للتحويل عن افتراض أن معقد الزايمز ، الواسع الانتشار بالخلايا النباتية ، يساهم بطريقة أو أخرى في عمليات التحول التأكسدية الهوائية .

وهكذا يفترض أن تتابع الأطوار في نوعي التنفس الهوائي واللاهوائي

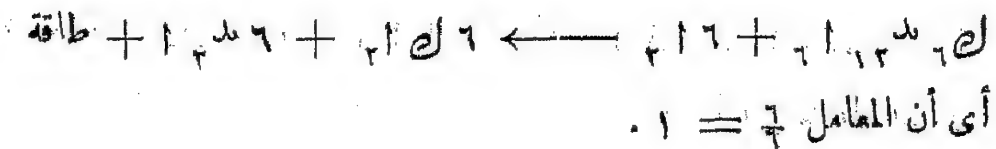
متماثل حتى طور تكوين المنتجات الوسطية، ذات الذرتين أو الثلاث ذرات كربونية. أما تفاصيل الخطوات التي تتحول بها هذه المنتجات اللاهوائية إلى ثاني أكسيد كربون وماء في وجود الأكسجين، فقد وضع لها كثير من الافتراضات التي يعوزها تنابع الأدلة المعرزة المقنعة.

معامل التنفس

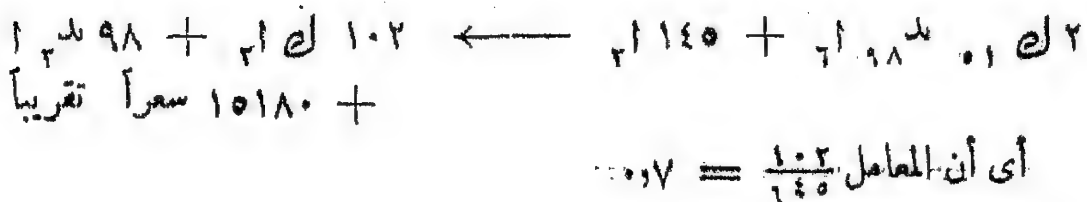
يطلق على نسبة حجم ثاني أكسيد الكربون المنطلق إلى حجم الأكسجين الممتص $\left(\frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}} \right)$ أثناء عملية التنفس معامل التنفس أو النسبة التنفسية، (١) وتتوقف قيمة هذا المعامل أساسياً على العوامل الداخلية التالية :

(١) نوع مادة الاستهلاك

يلاحظ أنه إذا كانت المادة المستنفدة أثناء التنفس من نوع الكربوهيدرات فإن معامل التنفس يكون مساوياً للوحدة.



أما إذا كانت المادة المستنفدة في التنفس أفقر نسبياً من الكربوهيدرات في الأكسجين (أي تقل فيها نسبة الأكسجين إلى الكربون عنها في الكربوهيدرات)، كالدهون أو البروتينات، فإن معامل التنفس يكون أقل من الوحدة، لأن أكسدة مثل هذه المواد تحتاج لقدر من الأكسجين أكبر مما يلزم لأكسدة الكربوهيدرات. وتمثل المعادلة التالية الأكسدة التامة للپالميتين (دهن).



وعند أكسدة المواد الدهنية يكون معامل التنفس أقل من الوحدة سواء استعملت الدهون استهلاكاً مباشراً كمواد استهلاك في عملية التنفس ، أو - كما يذهب الظن بأكثر الباحثين - تحولت أولاً إلى سكريات بسيطة تعمل بدورها كمواد استهلاك في هذه العملية . وفي الحالة الأخيرة ، يستغل جزء كبير من الأكسجين الممتص في عملية التحويل التي هي عملية تأكسد . ولا تكون هذه العملية مصحوبة بإطلاق ثاني أكسيد الكربون ، وإنما ينطلق هذا الغاز عند أكسدة السكريات الناتجة فقط . أي تكون نتيجة هاتين العمليتين امتصاص حجم من الأكسجين يفوق حجم ثاني أكسيد الكربون المتصاعد ، فيكون معامل التنفس الناتج أقل من الوحدة .

وكذلك تقل نسبة الأكسجين إلى الكربون في المواد البروتينية ، وأيضاً في منتجات تحللها ، عنها في الكربوايدرات . وينتج عن أكسدة مثل هذه المركبات أن يكون معامل التنفس أقل من الوحدة (حوالى ٠.٥) .

أما إذا كانت مادة الاستهلاك أغنى من الكربوايدرات بالنسبة للأكسجين ، كالأحماض العضوية ، فإن معامل التنفس يكون أكبر من الوحدة ، كما يتبين من معادلات الأكسدة التامة لأحماض الألكساليك والماليك والطرطريك ، وهي من الأحماض العضوية النباتية الشائعة .

$$\begin{array}{l} \text{ل ١١ د} \\ \text{ل ١٢ د} \end{array} + \text{ل ١ د} \leftarrow \text{ل ٤ د} + \text{ل ٢ د} + \text{ل ١ د} + ٦٠ \text{ سعراً تقريباً}$$

$$\begin{array}{l} \text{ل ١١ د} \cdot \text{ل ١٢ د} \cdot \text{ل ١ د} \cdot \text{ل ٢ د} \cdot \text{ل ٣ د} + \text{ل ١١ د} + \text{ل ٣ د} \leftarrow \\ \text{ل ٤ د} + \text{ل ١ د} + \text{ل ٣ د} + ٣٢٠ \text{ سعراً} \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{ل ٢ د} \cdot \text{ل ١١ د} \cdot \text{ل ١ د} \cdot \text{ل ٢ د} \cdot \text{ل ١ د} \cdot \text{ل ١١ د} + \text{ل ١٥ د} \leftarrow \\ \text{ل ٨ د} + \text{ل ١ د} + \text{ل ٦ د} + ١ \text{ طاقة} \end{array}$$

أي أن المعامل لحامض الألكساليك = ٤ ، ولحامض الماليك = ١.٣٣ ،
ولحامض الطرطريك = $\frac{٨}{٥}$ = ١.٦ .

(٢) درجة تأكسد مادة الاستهلاك

قد يحدث ألا تتأكسد مادة الاستهلاك (السكر بوايدرات أو غيرها) أكسدة تامة ، بل تتحول إلى مركب عضوى آخر أعلى تأكسداً من المادة ذاتها . ففي بعض أنواع النبات ، وبخاصة ذات الأنسجة الطرية كالتين الشوكى ، يتسكون من الأكسدة غير التامة للسكر بوايدرات أحماض عضوية ، كحامض المالك أو غيره .

$$2C_6H_{12}O_6 + 3H_2O \rightarrow 3C_6H_8O_7 + 3H_2$$

ويكون معامل التنفس فى أنسجة هذه النباتات جـد منخفض (٠.٣) فى التين الشوكى) ، أو منعدماً ، نظراً لعدم انطلاق ثانى أكسيد الكربون أثناء مثل هذه العمليات .

(٣) تركيز الأكسجين حول الأنسجة

تتنفس أنسجة النباتات الراقية ، عند نقص الأكسجين حولها عن التركيز المناسب ، تنفساً لاهوائياً إلى جانب تنفسها الهوائى . فقد يحدث أن تتنفس بعض خلايا النسيج تنفساً لاهوائياً ، بينما تتنفس خلاياه الأخرى هوائياً . وفى أطوار الإنبات الأولى للبذور ذات القصرة غير المنفذة جيداً للأكسجين ، كبذور البسلة ، يحدث التنفس الهوائى فى نطاق ضيق محدود فقط ، إلى جانب التنفس اللاهوائى الأوسع نطاقاً . وفى مثل هذه الظروف قد يكون حجم ثانى أكسيد الكربون المنطلق كبيراً جداً بالقياس إلى حجم الأكسجين الممتص ، ويكون معامل التنفس أعلى كثيراً من الوحدة . ويرجع ذلك إلى أن انطلاق ثانى أكسيد الكربون أثناء التنفس اللاهوائى لا يقابله امتصاص ما الأكسجين . بيد أن التنفس اللاهوائى يتوقف تماماً ، أو يكاد ، بمجرد تمزق القصرة ، حين يصبح فى الإمكان وصول الأكسجين إلى أنسجة الجنين الناشئ .

(٤) اقتران التنفس بعمليات أخرى تتضمن إطلاق أو استهلاك الأكسجين

لا تنفرد عملية التنفس وحدها بامتصاص الأكسجين دون غيرها من العمليات الحيوية التى تحدث بالخلية النباتية ، والتى يتضمن الكثير منها إطلاق أو استهلاك الأكسجين ، وتؤثر قيمة معامل التنفس الظاهرى ، إذا ما اقترن التنفس فى ذات

الوقت بواحدة أو أكثر من هذه العمليات. ففي البذور الناشئة التي تخزن الدهون مثلاً، تتحول الكربوهيدرات البسيطة إلى مركبات دهنية تقل في جزيئاتها نسبة الأكسجين إلى الكربون، أى أن عملية البناء الدهنى تتضمن إخراج قدر من الأكسجين يعمل كمصدر إمداد داخلى يمكن استغلاله فى التنفس. وعلى ذلك يكون حجم الأكسجين الذى تمتصه البذور من البيئة الخارجية فى هذه الأثناء أقل من حجم ثاى أكسيد الكربون المنطلق، ويكون معامل التنفس الظاهرى، أكبر من الوحدة (١.٢٢) لبذور الكستان أثناء بلوغها).

ومن الجلى أن عكس ما تقدم تماماً يحدث أثناء إنبات البذور الدهنية حيث تتحول الدهون إلى سكر تحولا ينطوى على استهلاك الأكسجين، ويكون معامل التنفس أقل من الوحدة (٠.٣ لبذور الخروع النابتة).

ويلاحظ أن معامل التنفس الظاهرى، يكون منخفضاً أيضاً فى ثمار التفاح التى غدت ذات لون بنى فى جو من الهواء المحتوى على بخار الكلوروفورم. وقد يرجع هذا الانخفاض إلى أن التغيرات اللونية، التى تحدث إثر غطب الأنسجة، تكون مصحوبة بامتصاص الأكسجين الذى لا علاقة له بالتنفس. والمركبات ذات اللون البنى المتكونة هى منتجات تأكسد بعض المواد الفينولية.

النمو

النمو هو أحد المميزات البارزة من صفات المادة الحية . ويمكن تعريف النمو بصفة عامة بأنه التغير المستمر في الحجم المقترن عادة بالتغير في الشكل والزيادة في الوزن .

وقد لا تقترن الزيادة في الحجم بزيادة في الوزن . ففي البذور النابتة يظل وزن المادة الجافة في البادرة والبذرة معاً ، لبضعة أسابيع ، أقل منه في البذرة الأصلية . ومع ذلك يكون الجذير والسويقة قد تغيرا شكلا وزادا وزنا ، وإن تناقص وزن المادة الجافة في البذرة كلها . وبالمثل ينقص وزن براعم النباتات الخشبية ، لفترة قصيرة ، عند استئناف نموها في فصل الربيع . ويتناقص أيضاً الوزن الكلي الجاف للنباتات النشطة النمو أثناء ساعات الليل .

ويجب أن يلاحظ أيضاً أنه ليست كل زيادة في الحجم يجوز اعتبارها نمواً ، فانتفاخ الخشب مثلاً عند تشربه الماء ليس نمواً على الإطلاق . وإنما النمو هو الزيادة التي ترجع دائماً إلى عمليات داخلية .

والنمو هو نتيجة يساهم في الإفضاء إليها مساهمة معقدة كثير من عمليات التحول الغذائي وعمليات حيوية طبيعية تتم في مناطق تكاثر الخلايا ومناطق كبرها واستطالتها وتنوعها . فمناطق التكاثر الخلوي (الأنسجة الإنشائية) هي مراكز ناشطة لتحويلات غذائية هائلة ، حيث تستعمل المواد الغذائية في بناء مادة بروتوبلازمية جديدة ، وحيث تتأكسد بعض المركبات في عمليات التنفس فتتوافر بذلك الطاقة المنطلقة التي تلزم لكثير من العمليات البنائية المختلفة . وتتكون بروتينات المادة البروتوبلازمية بتكاثف الأحماض الأمينية الواردة لهذه المناطق المرستيمية ، أو المتكونة بها من الكربوايدرات والمركبات الأزوتية .

وتقترن زيادة البروتوبلازم بعملية الانقسام النووي ، وبلي ذلك بناء جدر خلوية جديدة تفتح مكوناتها السيليولوزية والبكتينية وغيرها من تكاثف جزيئات الكربوايدرات البسيطة القابلة للذوبان . ثم يتزايد حجم الخلايا الناشئة نتيجة

لتشرب هلاميات المادة البروتوبلازمية والجدر الخلوية الماء . وتطرد هذه الزيادة في الحجم بعد تكوين الفجوات العصارية بالخلايا بفعل الخاصية الأزموزية من جهة وبفضل لدونة الجدر الخلوية الحديثة وقابليتها للبط من جهة أخرى . ويبدو أن لأنواع خاصة من المركبات (الأوكسينات) تأثيراً في ليونة وتمدد جدر الخلايا النامية . وعندما يحدث أن تكبر الخلايا المرستيمية كبراً يكون أزيد في الاتجاه الموازي لمحور العضو النباتي منه في الاتجاهات الأخرى ، فإن ذلك يؤدي إلى استطالة هذا العضو واطراد نمائه في اتجاه محوره ، وهي ظاهرة من أعظم ظواهر النمو القمي . وضوحاً .

ويقترن مط الجدر الخلوية وتمدها أنثاء كبيرها بإضافة مواد جدارية جديدة ، إما أن تتخلل الجدر الأولية (نظام التداخل) (١) ، وإما أن ترسب فوقها (نظام التراكب) (٢) . وفي هذا الطور من أطوار النمو قد لا تزيد كمية البروتوبلازم بالخلايا ، أو قد تزيد زيادة طفيفة فحسب . وإنما يرجع كبر الخلية إذ ذاك إلى اتساع فجوتها وزيادة محتواها المائي .

ثم تتنوع الخلايا وينماز بعضها عن بعض تبعاً لاختصاص أنسجتها المكونة لها ووظيفتها ، فيكون منها خلايا بشرية وقشرية وأنايب غربالية وأوعية وخلايا نخاعية وهلم جرا . وفي الواقع يبدأ التنوع أو التميز الفسيولوجي بروتوبلازم الخلية قبل الانقسام الخلوي أو إدراك أي مظهر آخر واضح من مظاهر النمو . ثم يستمر مثل هذا التنوع خلال معظم أو كل مراحل النمو ، إلا أنه يقترن إن عاجلاً أو آجلاً بأنواع تميز أخرى كتميز الخلايا شكلاً أو حجماً ، أو تميز جدرها من الوجهة التركيبية أو الكيميائية وما إلى ذلك من أوجه التباين المتعددة .

وبما تقدم يتضح تعدد العمليات المتنوعة التي تساهم في نمو الخلية النباتية إلى أن يكتمل نشوءها ويثبت شكلها .

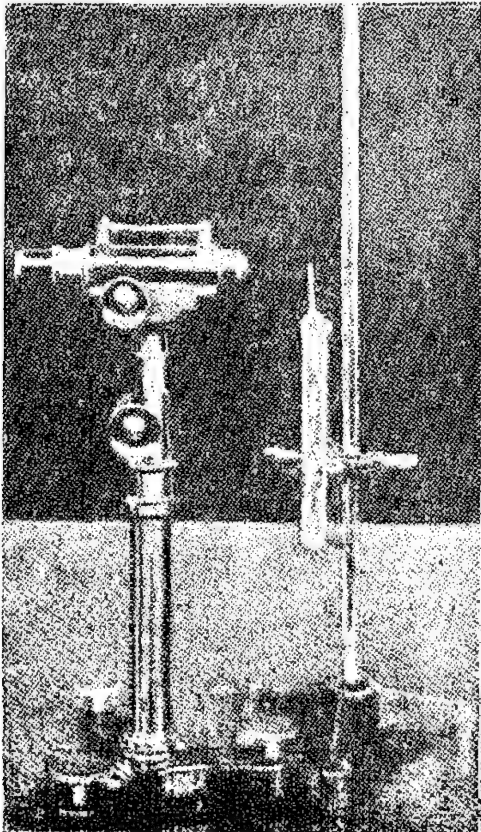
Intercalation or intussusception (١)

Apposition (٢)

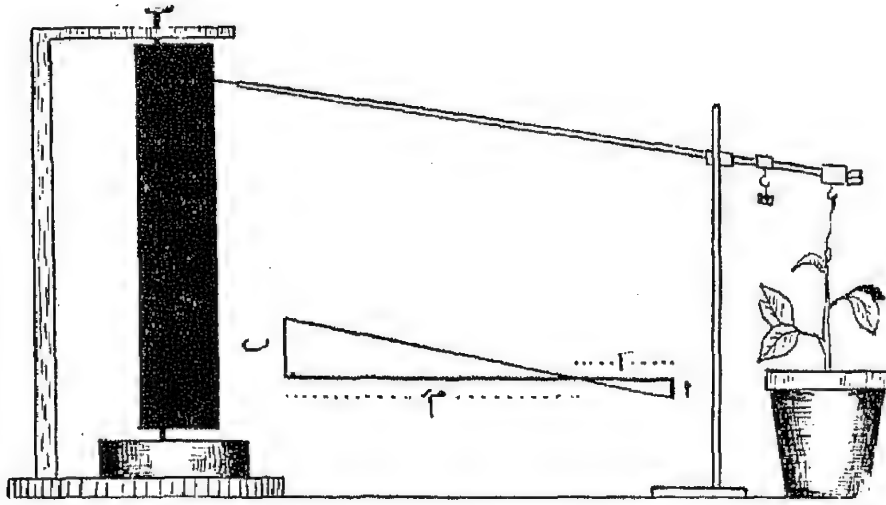
قياس النمو

يقدر معدل نمو النبات عادة بقياس الزيادة في طول بعض أعضائه كالساق أو الجذر أو غيرهما ، أو الزيادة في قطر أحد هذه الأعضاء ، أو الزيادة في مساحة الأوراق ، أو الزيادة في حجم البذور أو الثمار ، أو الزيادة في الوزن الرطب أو الجاف للنبات كله أو لأحد أعضائه .

ويدل كل تقدير من هذه التقديرات على قياس كمي لبعض أطوار النمو فقط ، وإن كانت ظواهر النمو لا تنطوي بوجه عام على مثل هذه التغيرات الكمية فحسب كزيادة الطول أو المساحة أو الوزن ، وإنما تشتمل إلى جانب ذلك على تغيرات شكلية نوعية . فكيف يمكن مثلاً التعبير عن النمو النسبي للأطوار الحضرية والتناسلية بأية واحدة من الوحدات التقديرية السالفة ؟ ومع ذلك فلمذه التقديرات الكمية أهميتها البالغة من الناحيتين العلمية والعملية . وتوضح الأشكال التالية (٢٥ — ٢٨) بعض الأجهزة المستعملة في تقديرات النمو الكمية :



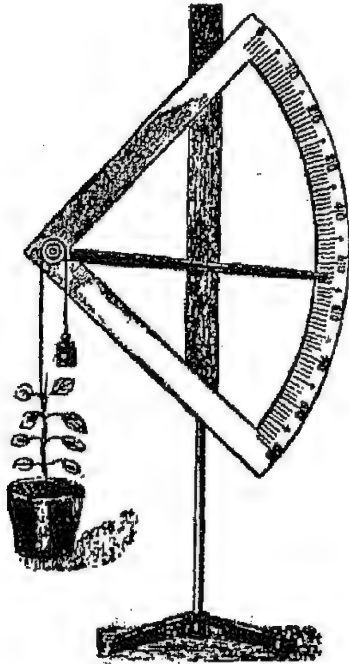
شكل (٢٥) — يوضح طريقة قياس النمو في الطول بالميكروسكوب الأفقي ، وذلك بجعل طرف العضو النامي ، كالقمة الجذرية ، في بؤرة المنظار . ثم تقدر المسافة التي تتقدمها هذه القمة بميكرومتر عيني . ويمكن حساب الزيادة الحقيقية في النمو متى عرفت قوة تكبير الميكروسكوب المستعمل .



شكل (٢٦) - يوضح طريقة التسجيل الذاتي للزيادة الطولية في النمو بجهاز «الأوكزانومتر» (١)، وذلك بتوصيل القمة النباتية بخيط حريري بالذراع القصيرة لمنظمة تشبه «الرافعة» ، بينما تلامس الريشة الدقيقة المثبتة في نهاية الذراع الطويلة سطح أسطوانة ورقية مغطاة بالسناج تحركها ساعة. حول محور رأسي ، فتسجل الريشة زيادات النمو (مكبرة) في كل ساعة أو نصف أو ربع ساعة.

$$\frac{م}{ل} = \frac{1}{ب}$$

ويمكن حساب الزيادة الحقيقية من المعادلة
حيث $ل$ الزيادة الحقيقية في الطول، و $ب$ الزيادة المكبرة ، و $م$ طول الذراع القصيرة ، $م$ الذراع الطويلة .



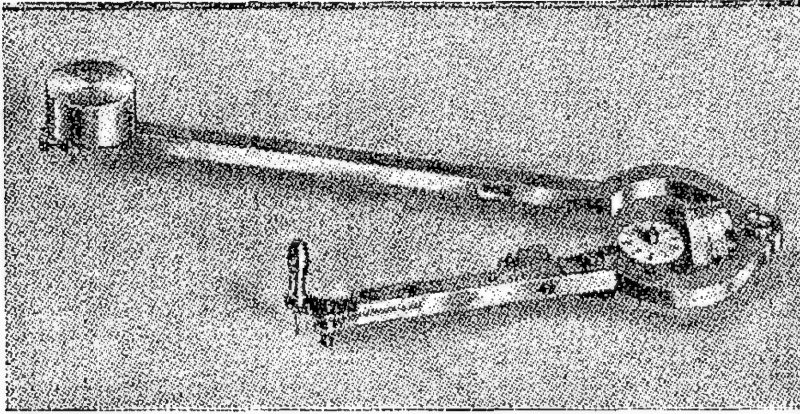
شكل (٢٧) - يوضح طريقة قياس النمو الطولي للنباتات بالأوكزانومتر البسيط المسمى « مشير القوس » (٢)، وذلك بربط القمة النباتية بخيط حريري - تتصل نهايته الطليقة بثقل مناسب - يمر حول بكرة مثبتة في مشير يتحرك أمام قوس مدرجة . وتسبب استطالة النبات حركة المشير إلى أسفل أمام القوس . وبقراءة زاوية الانحراف عن الوضع الأصلي يمكن حساب الزيادة في الطول (١) من المعادلة

$$1 = \frac{ب}{١٨٠} \cdot ط \cdot ل$$

حيث $ب$ زاوية الانحراف في فترة زمنية محددة ، $ل$ نصف قطر البكرة .

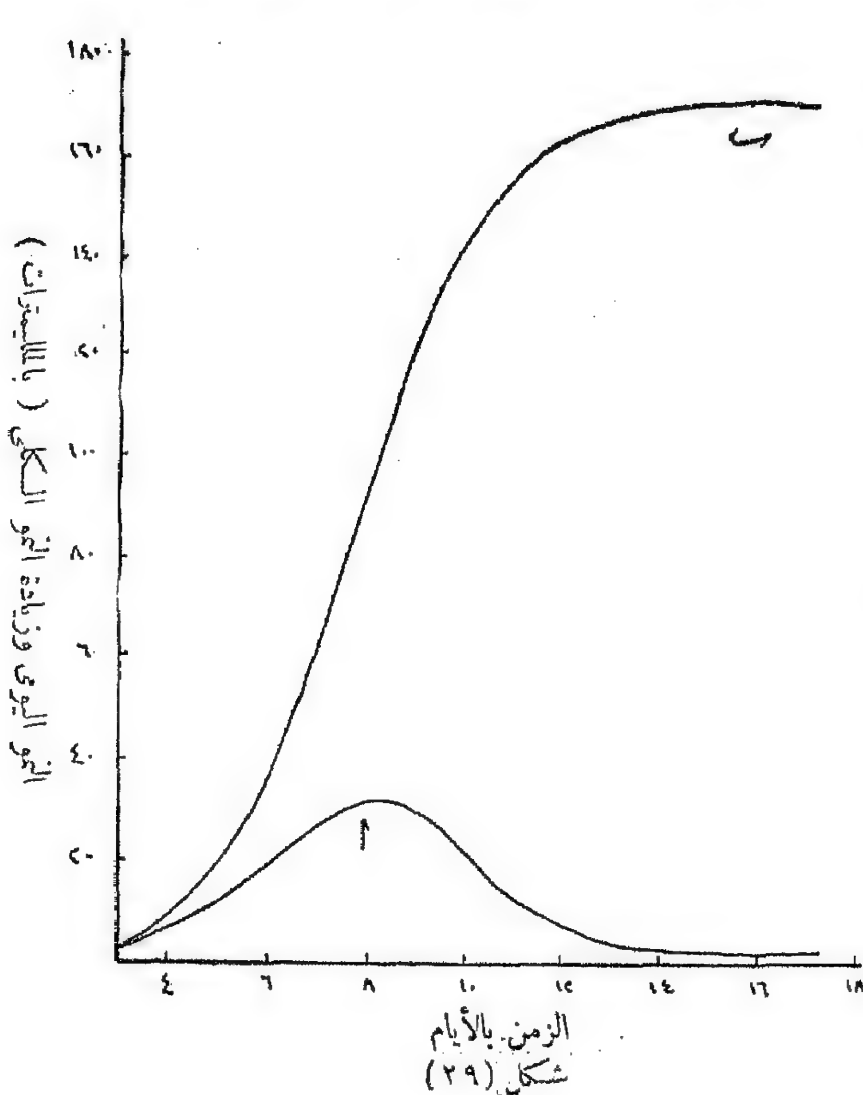
Auxanometer (١)

Arc indicator (٢)



شكل (٢٨) يوضح آلة « البلايستر » التي تستعمل عادة في قياس المساحة الورقية . فتؤخذ رسومات تخطيطية لمحيطات بعض الأوراق النامية تحت ظروف مثالية ، ثم تقارن مساحتها المقدرة بمساحات رسومات أخرى لنفس

هذه الأوراق بعد فترات زمنية محددة (٢٤ أو ٤٨ ساعة مثلاً) . وتركب هذه الآلة من ذراعين ، تعمل النهاية المديسة لإحداها كنقطة ارتكاز يمكن أن تدور حولها الآلة . وتحرك النهاية الطليقة للذراع الأخرى باليد حول محيط الرسومات . ويتصل بهذه الذراع دوار مدرج وقرص حاسب تدل قراءتهما على مساحة هذه الرسومات . ويسير معدل نمو الأعضاء النباتية المختلفة عادة على نمط واحد ، فتتكون



استطالة العضو

النباتي مثلاً بطيئة

في البداية ثم تزايد

سريعاً حتى يصل

معدل النمو إلى حد

أقصى يتناقص

بعده هذا المعدل

إلى أن تتوقف

الاستطالة توفقاً

تماماً في النهاية .

ويوضح المنحنى ١

شكل (٢٩)

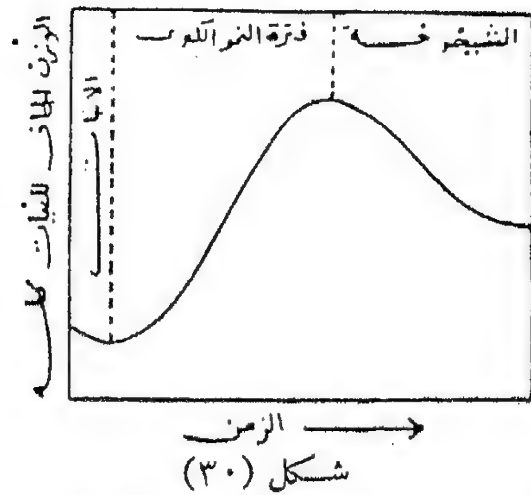
الزيادة اليومية

في استطالة السويقة

الجذينية السفلى

لبادرة القاوون^(١) من أبحاث ادواردز وبيزل وجولد - ١٩٣٤) . كما يوضح المنحنى ب الزيادة الكلية في استظالتها . ويحصل عادة على منحنيات مماثلة عند قياس النمو بالتقديرات السكبية الأخرى كزيادة الحجم أو المساحة أو الوزن الرطب أو الجاف .

ويطلق على الفترة الزمنية التي يحدث خلالها هذا التغير الدوري في نمو العضو النباتي فترة النمو الكبرى^(٢) . وقد تؤثر عوامل البيئة في طول الزمن اللازم لتتمام فترة النمو الكبرى وفي القيمة القصوى لمعدل النمو ، إلا أن هذه العوامل لا تغير عادة الاتجاه العام لمنحنى النمو أثناء تلك الفترة . فقد لا يتعدى طول النبات النامي في ظروف غير ملائمة نصف الطول الذي يصل إليه نبات مماثل نام في ظروف أكثر ملاءمة ، ومع ذلك يكون منحنى استظالة كل من النباتين مماثلاً لمنحنى النمو الموضح بشكل (٢٩) بالرغم من اختلاف القيم الفعلية على المنحنيين اختلافًا كبيراً .



ويوضح شكل (٣٠) المنحنى العام لدورة الحياة الكاملة لنبات حولي في طور الإنبات يتناقص الوزن الجاف للنبات ، لأن التنفس يكون إذ ذاك عالياً ولا يكون معدل البناء الضوئي قد بلغ قيمة محسوسة . ثم ينحرف المنحنى بعد ذلك متخذاً الاتجاه المميز لفترة

النمو الكبرى . ففي بداية هذه الفترة تزايد المساحة الورقية تزايداً سريعاً ، ويتبع ذلك زيادة المقدرة البنائية الضوئية وزيادة الوزن الجاف للنبات كله . وفي النهاية تتناقص المقدرة البنائية للأوراق وتتحول معظم الأغذية المجهزة إلى الثمار والبذور الناشئة خلال هذه الفترة ، فيضعف النمو الخضرى ويصبح معدل إنتاج الأوراق الحديثة أقل مما يتكافأ مع خفض البناء الضوئي في الأوراق المسنة ، ويدخل النبات طور الشيخوخة ويفقد من وزنه الجاف .

Muskmelon, or *Cucumis melo* (١)

Grand period of growth (٢)

هرمونات النمو

تفرز الخلية النباتية مواد عضوية معقدة التركيب مشابهة ، من حيث تأثيرها الفسيولوجي ، للهرمونات الحيوانية . فهي ضرورية لنمو النبات وقيام أعضائه المختلفة بوظائفها الطبيعية الحيوية على الوجه الأكمل . وتسمى هذه المركبات « الهرمونات النباتية أو المواد المنشطة للنمو » (١) .

وقد تقدمت دراسة هذه الهرمونات وبخاصة طائفة منها أمكن الحصول عليها بحالة نقية وعرف تركيبها الكيميائي تعرف « بالأوكسينات » (٢) .

عملية الأوكسينات بنمو السيقان

دلت التجارب التي أجريت على الغلاف الورقي (٣) (كوليوبتيل — وهو أول الأعضاء بروزاً من التربة عند الإنبات) لإدارة الشوفان (٤) على أنه عند فصل قمة هذا الغلاف ، يتضائل معدل نمو الجذع (٥) ، وهو جزء الغلاف الباقي بعد الفصل . على أن الغلاف يستعيد نشاط نموه وقد يدرك معدله الأصلي أو يكاد عند إعادة وضع القمة المفصولة — أو قمة نمائلة من غلاف ورقي آخر — في مكانها وضعاً مباشراً ، أو لصقها فيه بالجيلاتين . أما تقميم الجذع بقطعة من غلاف آخر مفصولة من جزئه الذي يسفل قمته ، فلا يؤدي إلى زيادة معدل النمو ، أو يؤدي إلى زيادته قليلاً فقط .

ويحدث مثل ذلك أيضاً عند فصل قمم كثير من الأعضاء النباتية الأخرى كالسوق والأعناق والحوامل الزهرية والأغلفة الورقية لأنواع أخرى من النباتات ، فتتوقف الاستطالة أو تتعطل ، ولكنها تستأنف عند إعادة وضع القمم المفصولة في مكانها .

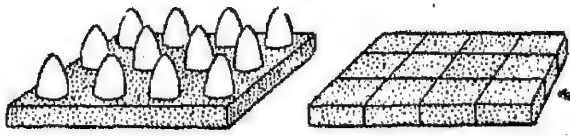
هذا وقد لوحظ أن تثبيات القمة المفصولة في وضع غير مركزي يؤدي دائماً

(١) Phytohormones, or growth - promoting substances
(٢) Auxins
(٣) The coleoptile or leaf - sheath
(٤) *Avena sativa*
(٥) Stump

إلى انحناء العضو النباتي بعيداً عن جانبه الذى يحمل القمة .

وتدل جميع هذه التجارب على أن القمة النامية تفرز مادة (أو مواد) قابلة للانتشار تنتقل فى الاتجاه القاعدى ، وعليها يتوقف نشاط النمو واستطالة الأعضاء . ويتخذ النمو اتجاهها مستقيماً عند انتشار هذه المادة أو المواد إلى أسفل بمعدلات متساوية فى جميع جوانب العضو . ويؤخذ من بعض الأدلة أن انتقال هذه المواد إنما يحدث بصفة أساسية فى الاتجاه الطولى ، بينما يكون انتقالها فى الاتجاه الجانبي بطيئاً جداً . ومن أجل ذلك تبلغ هذه المواد فى الجانب المقسم من منطقة استطالة الجذع - فى حالة الوضع اللامركزى للقمة - تركيزاً أعلى منه فى الجوانب الأخرى ، مما يؤدى إلى حدوث الانحناء بعيداً عن ذلك الجانب .

وقد تمكن العالم «فنت» (١) (١٩٢٨ ، ١٩٣٥) من استخراج هذه المواد المنشطة من قمم الأغلفة الورقية لبادرات الشوفان ، وذلك بوضعها بعد فصلها مباشرة فوق طبقة مسطحة من الأجار المتناسك (٣٪) . وبعد مضي ساعة رفعت هذه القمم ، وقطعت الطبقة



شكل (٣١)

الأجارية إلى عدد من الأجزاء المتساوية يكافئ عدد القمم التى كانت فوقها (شكل ٣١) .

وعند وضع هذه القطع الأجارية الصغيرة ، وضعاً مركزياً أو غير مركزى ، فوق أغلفة ورقية مفصولة القمة ، زاد معدل استطالتها كما لو أعيد وضع قممها الغلافية ذاتها . ونمت ذات الوضع المركزى فى الاتجاه للعمودى ، بينما انحنى الأخرى بعيداً عن الجانب الموضوع فوقه قطعة الأجار . أما عند تقسيم الجذوع الشوفانية بقطع مماثلة من الأجار النقى ، فلم تزد استطالتها زيادة ملحوظة . فدلّت هذه النتائج على أن بعض المواد قد انتقلت من القمة النامية إلى قطعة الأجار ، ثم من هذه الأخيرة خلال أنسجة الجذع إلى منطقة استطالتها ، فبسبب وجودها سرعة تمدد خلايا هذه المنطقة . وعرفت هذه المادة أو مجموعة المواد «بالأوكسينات» .

ويبدو أن الأوكسينات تتوزع توزيعاً منتظماً حول الغلاف الشوفانى الذى يحمل

قطعة أجارية ذات وضع مركزي ، بينما يصل تركيز أوكسيني أعلى إلى خلايا استطالة أحد الجوانب في حالة الوضع اللامركزي ، لأن نمو الجانب المنطى بقطعة الأجار يكون أسرع ، فينحني الجذع بعيداً عن هذا الجانب .

والمعتقد أن تركيز الأوكسينات بأعضاء النبات الخضرية هو المحدد لمعدل نموها . فيزيد هذا المعدل بزيادة الأوكسينات إلى أن تصل إلى تركيز أقصى لا تتوقف بعد مجاوزته الزيادة في معدل النمو فحسب ، بل يتعطل نمو هذه الأعضاء الخضرية .

عملية الأوكسينات : نمو الجذور

يتأثر معدل نمو الجذور بالأوكسينات تأثراً يبدو مختلفاً عن تأثر السوق بهذه المركبات . فيزيد معدل استطالة جذير بادرة الذرة أو الترمس مثلاً بعد بتر قمته ، وإن كانت هذه الزيادة غير كبيرة . ولا تؤدي إعادة وضع القمة الجذرية مكانها إلى إسراع النمو ولكن إلى تثبيطه إذا قورن بنمو الجذيرات المبتورة . وقد أوضح كولودني ، (١) (١٩٢٨) أن تقسيم الجذع الجذري لبادرة الذرة بقمة غلافها الورقي يؤدي لنفس النتيجة ، أي إلى إبطاء نموه . فأوضحت هذه النتائج بأن التركيزات الأوكسينية التي تنشط استطالة الأغلفة الورقية وغيرها من الأعضاء الهوائية هي بذاتها تؤدي إلى تثبيط استطالة الجذور .

وتعزز هذا الإيحاء نتائج بعض التجارب التي غمست فيها جذور بادرات الشوفان في محاليل نقية من الأوكسينات . فكان التعطيل في نمو جذورها متناسباً مع تركيز الأوكسين المستعمل . أما عند معاملة جذور خالية خلواً تماماً من الأوكسينات بمحاليل أوكسينية ذات تركيز جد منخفض ، فقد كان نموها أسرع من نمو جذور بمائلة غير معاملة .

وينشط عادة نمو الجذور المعاملة بتركيزات أوكسينية عالية معطلة للنمو بعد فترة زمنية من وقت استبعاد الأوكسين . ويطرد النشاط إلى أن تدرك هذه الجذور

جذور المقارنة ثم تفوقها آخر الأمر في النمو . ويتوقف طول هذه الفترة على تركيز الأوكسين، فبتأخر ظهور التنشيط كلما كان التركيز أزيد، وتكون الجذور التي عوملت بتركيزات أوطأ هي الجذور الأولى التي تفوق جذور المقارنة ، بينما تكون الجذور المعاملة بأعلى التركيزات آخرها . وفي الوقت ذاته ، تؤدي التركيزات الأوكسينية العالية إلى مضاعفة عدد الجذور (في بادرات بعض النباتات على الأقل كالشوفان والقمح) . فقد تنتج بادرات الشوفان المعاملة عشرين جذراً أو أكثر مقابل ٥-٧ تكونها النظائر المساوية لها في العمر . ومن أجل ذلك تكون النباتات المعاملة فيما بعد - رغم تعطيلها في البداية - مجموعاً جذرياً فائقاً ، وينشط نمو مجموعها الخضري نظراً لما للإمداد المائي من أهمية قصوى في نمو النباتات الحديثة ، بحيث يمكن ملاحظة أثر ذلك بوضوح عند مقارنة هذه النباتات بنظائرها .

وتقطع الاختبارات المتنوعة بوجود الأوكسينات في الجذور ، وعلى الأخص في قممها . أما أن هذه الأوكسينات تنبى بالفعل أو لاتنبى بالجذور فأمر غير معلوم على وجه التحقيق ، وإن دلت بعض الدلائل على أن جميع أو معظم الأوكسين الموجود بالجذور إنما هو نتيجة انتقال هذا المركب إلى أسفل من الأعضاء الهوائية .

عمرية الأوكسينات بنمو البراعم

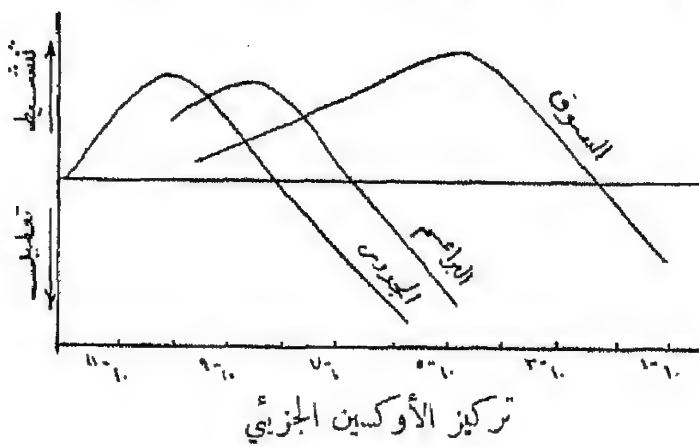
من الظواهر المألوفة أن البراعم الجانبية تنمو إلى أفرع مورقة عند استئصال برعم النبات القمي . وقد فسرت هذه الظاهرة بأن المؤثر المعطل لنمو البراعم الجانبية لا بد أن يكون صادراً من البرعم الطرفي النامي . فإذا أزيل هذا المؤثر بطريقة أو أخرى نمت البراعم الجانبية .

وقد أوضح ثيمان وسكوج ، (١) أن وضع قطع أجارية محتوية على الأوكسين وضعاً مستمراً فوق طرف ساق نبات الفول الحديثة المفصولة القمة قد أحدث تعطيلاً بالغاً في نمو البراعم الجانبية . بينما نمت هذه البراعم ، في تجربة المقارنة ، إلى أفرع مورقة عند استعمال قطع أجارية خالية من الأوكسين .

لذلك يبدو أن الهرمونات التي يفرزها البرعم القمي والتي من شأنها تنشيط انقسام الخلايا واستطالتها وظيفية إضافية أخرى هي أنها تسبب ، بطريق مباشر أو غير مباشر ، إيقاف نمو البراعم الجانبية . أى أن هذه الهرمونات هي الضابط لظاهرة « السيادة القمية » (١) .

تفسير التأثيرات المتباينة للأكسينات في استطالة الجذور والأعضاء الخضرية

سبقت الإشارة إلى أن تأثر الجذور بالأكسينات يبدو مغايراً لتأثير السوق والأعضاء الهوائية الأخرى بنفس هذه المجموعة من الهرمونات . على أن « ثيان » (١٩٣٨) يرى أن الجذور والبراعم والسوق إنما تجاوب كلها على الأكسينات بطريقة متشابهة ، من حيث أن نموها يضعف بالتركيزات الأكسينية العالية نسبياً ، بينما هو ينتعش بالتركيزات الواطئة نسبياً . فاستطالة الجذور إنما تنشط في التركيزات الجذ واطئة فحسب . بينما يتوقف النمو في جميع التركيزات الأعلى . وتسلك السوق والأغلفة الورقية مسلكاً مماثلاً ، غير أن مجال التركيزات المثلّي لاستطالتها أعلى كثيراً عما في حالة الجذور . فالتركيزات الأكسينية التي من شأنها أن تنشط الاستطالة الساقية هي بذاتها تؤدي إلى تثبيط الاستطالة الجذرية . أما



شكل (٣٢)

البراعم فهي ذات وضع أوسط بين الجذور والسوق من حيث مجاوبتها على التركيزات الأكسينية المختلفة (انظر شكل ٣٢) .

والخلاصة أن ما يثيره الأكسين في الأنسجة

النباتية المختلفة من تنشيط أو تثبيط إنما يتوقف على تركيز الأكسين من جهة ، وعلى نوع النسيج وطبيعته الفسيولوجية من جهة أخرى .

طريقة فعل الأوكسين

يرى البعض أن فعل الأوكسينات في خلايا الاستطالة التي تعاني تمدداً امتلائياً إنما يأتي عن طريق جعل جدرها الخلوية أكثر لدونة ، لأن هذا من شأنه إرخاء الضغط الجداري إرخاء يؤدي — برفعه قوة الامتصاص — إلى زيادة امتلاء الخلايا وتمدها . ولقد اختبر تأثير الأوكسين في الأعضاء النباتية النامية ، فوجد أن الأغلفة الشوفانية السليمة أقدر على التمدد والانحناء من نظائرها المفصولة القمة ، وأن في مقدور هذه الأخيرة عند تغطيتها بقطع أجارية تحتوي على أوكسين أن تتمدد وتنحني إلى مدى أعظم مما لو كانت قطع الأجار خالية من الأوكسين .

وقيل أيضاً إن الأوكسينات إنما تؤثر بطريقة ما في إضافة أو مداخله جزيئات مادية جديدة أثناء تمدد الجدر الخلوية .

التقدير الكمي للأوكسين

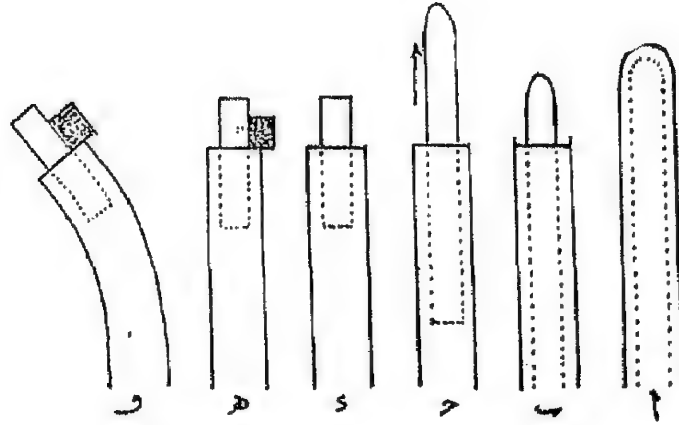
لما كانت الكمية التي تتواجد بها الأوكسينات في الأنسجة النباتية من الضلالة بحيث يتعذر عادة أو يستحيل أحياناً الكشف عن وجودها في المواد العضوية بطرق كيميائية ، فقد عمد الباحثون إلى اختبار وجود هذه المركبات بوسائل حيوية دقيقة . وأكثر هذه الاختبارات شيوعاً لتقدير كميات الأوكسين النسبية في الأنسجة أو المواد الأخرى هو اختبار الغلاف الورقي لبادرة الشوفان .

فقد سبقت الإشارة إلى أن وضع قطعة من الأجار المحتوي على أوكسين فوق أحد جوانب جذع غلاف شوفاني يؤدي إلى زيادة معدل استطالة هذا الجانب ، ومن ثم إلى انحناء الغلاف .

وقد وجد أن انحناء الغلاف الشوفاني الناتج عن الوضع اللامركزي لقطع الأجار يتناسب — في حدود المجال من صفر إلى ٢٠ درجة — مع تركيز الأوكسين بها . وعلى أساس هذا التناسب ، يمكن اتخاذ أغلفة الشوفان كوسائل اختبار حية لتقدير المحتوى الأوكسيني للأنسجة النباتية أو لغيرها .

وتتلخص طريقة التقدير العملية في اختبار سلالة نقية من بذور الشوفان وإنباتها

فى غرفة مظلمة وفى درجة حرارة ٢٥°م ورطوبة نسبية قدرها ٩٠ ٪. وعندما يبلغ طول الأغلفة الورقية ٢٥ إلى ٤ سم تبتر قمم أطرافها القصوى . ثم تقطع أربعة ملليمترات من نهاية جذع الغلاف بعد مضى ثلاث ساعات على بتر قمته . ثم تنزع الورقة التى يحيط بها الغلاف حتى لا يكون لنموها المستمر دخل فى التقدير . ثم تلتصق قطعة من الأجار (الحجم الذى يغلب استعماله هو ٢ × ٢ × ١ مم) المحتوى على مادة الاختبار فوق أحد جوانب قمة الجذع . وبعد فترة زمنية معيارية (٩٠ دقيقة عادة) تقدر درجة الانحراف الناتج عن الخط العمودى (انظر شكل ٣٣) .



شكل (٣٣) - رسم تخطيطى يوضح طريقة التقدير الكمي لمحتوى قطعة الأجار الأوكسينى . ١ - غلاف ورقى يحيط بالورقة الجنينية . ٢ - ورقة الغلاف . ٣ - نزع الورقة حتى لا تؤدى استطالتها إلى زحزحة قطعة الأجار . ٤ - ورقة الورقة . ٥ - لصق قطعة الأجار فوق أحد جوانب الجذع الغلاف . ٦ - الانحراف الناتج من حركة الأوكسينات فى الجانب الذى يحمل قطعة الأجار (تقلا عن فنت - ١٩٣٥)

ووحدة التقدير هى ما يطلق عليها ، الوحدة الشوفانية ^(١) ، وهى كمية الأوكسين الموجود فى قطعة الأجار المعيارية المسببة لانحراف الغلاف الشوفانى عشر درجات تحت الظروف السالفة .

وقد وجد أن تركيز الأوكسين فى قمم الأغلفة الشوفانية يبلغ حوالى ٣٠ وحدة شوفانية لكل ملليجرام واحد من مادة القمة . أى أن الأوكسين الموجود فى ملليجرام

واحد من القمة الشوفانية يمكن أن يسبب انحرافاً قدره ١٠° في ٣٠٠ غلاف شوفاني مقطوع القمة .

وقد يذاب الأوكسين في مادة اللانولين ، (١) . ثم يقارن نمو جذوع أغلفة الشوفان المغمم بعضها بعجينة اللانولين المذاب فيها الأوكسين وبعضها الآخر بعجينة من اللانولين النقي .

وثمة طريقة أحدث وأسهل لاختبار مفعول الأوكسينات وغيرها من المركبات الهرمونية الفعالة ، ويمكن إجراؤها على أى نبات حديث ، كنبات الطماطم مثلاً ، نام في الضوء أو الظلام . وتتلخص هذه الطريقة في خلط ١٠ - ٢٠ ملليجراماً من المركب الهرموني خلطاً جيداً مع جرام واحد من اللانولين . ثم توضع كمية صغيرة من هذا الخليط بواسطة قضيب زجاجي فوق الجانب العلوي لإحدى أوراق النبات الغضة وعلى جانب واحد من الساق المتاخمة . فيلاحظ ، بعد وقت معين ، انفرج الزاوية التي بين الورقة والساق (تبلغ هذه الزاوية في الحالة الطبيعية بنبات الطماطم عادة ٤٥°) ، وتبدل الورقة تدريجياً إلى أسفل ، بينما تنحني الساق نحو جانبها غير المعامل . ويقدر مفعول المركب المختبر بمقارنته مع مفعول مركب آخر معياري .

كيمياء الأوكسينات

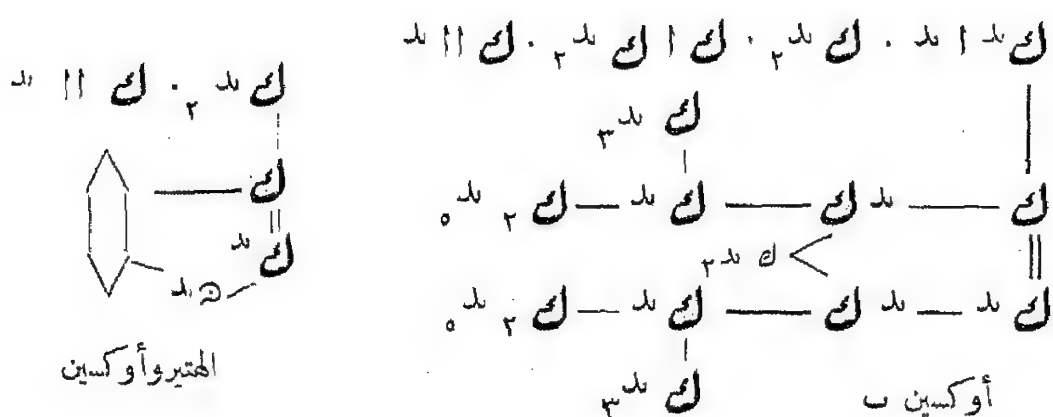
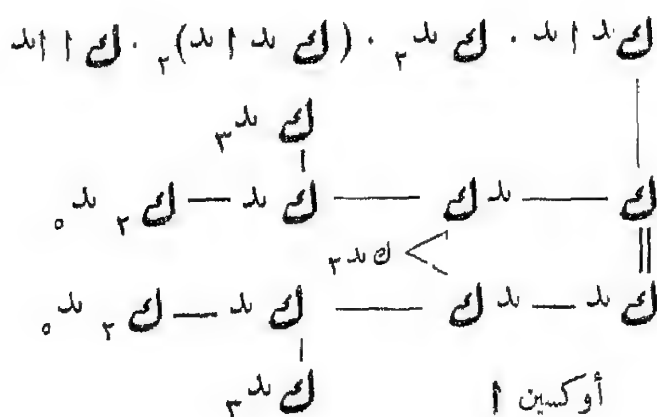
منذ عام ١٩٣١ تمكن كيغل ومعاونوه ، (٢) من استخراج ثلاثة أنواع من المركبات النقية المتبلورة ، من مصادر حيوانية وأخرى نباتية ، لها كل الخواص الأوكسينية عند اختبار تأثيرها في نمو الغلاف الورقي لبادرات الشوفان . وقد سميت هذه المركبات ، أوكسين أ ، (ك_{١٨} بد ٣٣ أ) وهو حامض هيدروكسيبي اسيمه الكيماوي حامض الأوكسينتريوليك (٣) ، و أوكسين ب ، (ك_{١٨} بد ٣٣ ب) وهو

(١) Lanolin

(٢) Kögl & his co-workers

(٣) Auxin a = auxentriolic acid

حامض كيتونى اسمه الكيماوى حامض الاوكسينولونيك (١) ، وده هيترو أوكسين ،
(ك. ١٠٩٥ هـ) وهو حامض بيتا إندول الخليك (٢) ، ومعادلاتها الكيماوية كما يلي :



وتوجد هذه الأوكسينات الثلاثة في بول الإنسان . وحضر الأول بحالة نقية من البول . وحضر الأول والثاني من مخمر الشعير (الموات)^(٣) ومن زيوت نباتية مختلفة . أما الهثير وأوكسين فقد حضر من البول ومن بعض الحماض والفطريات ، ومن الممكن تحضيره بطريقة بنائية في المعمل . وهناك بعض ما يدل على أن أوكسين ٢ ، هو الأوكسين الطبيعي الموجود في قمم بادرات الشوفان وغيره من النباتات .

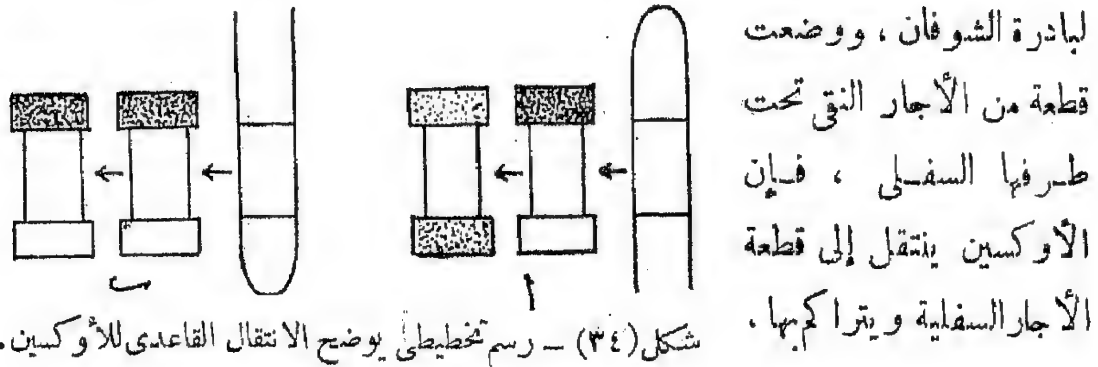
Auxin *b* = auxenolonic acid (1)

Heteroauxin = β - indolyl acetic acid (r)

Malt (५)

انتقال الأوكسينات

لقد أوضح فان دير فاى،^(١) أنه إذا لصقت قطعة من الأجار المحتوى على أوكسين فوق الطرف العلوى — حسب الوضع المورفولوجى — لقطعة من الغلاف الورقى



وقد يزيد تركيزه فيها كثيراً عن تركيزه فى قطعة الأجار العلوية (شكل ١٣٤) .
أما إذا كان وضع قطعة الغلاف الورقى معكوساً ، أى لصقت قطعة الأجار
المحتوى على الأوكسين فوق طرفها السفلى حسب الوضع المورفولوجى ، فلا ينتقل
الأوكسين بدرجة محسوسة (شكل ٣٤ ب) .

وتدل مثل هذه التجربة على أن انتقال الأوكسين فى الغلاف الشوفانى إنما
يكون قطبياً^(٢) ، أى أنه يحدث فى الاتجاه القاعدى . كما تدل أيضاً على أن
حركة الأوكسين القاعدية يمكن حدوثها ضد انحدار تركيزى ، إذ تستمر الحركة فى
هذا الاتجاه حتى بعد مجاوزة تركيز الأوكسين فى قطعة الأجار المستقبلة تركيزه فى
القطعة الأخرى .

وكذلك ينتقل الأوكسين بصفة أساسية فى الاتجاه القاعدى فى كثير من الأنسجة
والأعضاء النباتية الأخرى كالأعناق الورقية وسويقات البادرات والعقل الساقية .
على أن « هيتشكوك وتسيمرمان »^(٣) قد أثبتا أن كثيراً من المركبات المنشطة
للنمو تمتصها النبات من التربة وتنتقل إلى جميع أجزائه ، كما يتضح من مفعول هذه
المركبات فى أعضاء النبات الهوائية . وقد زاد معدل امتصاص المواد وحركتها

(١) Van der Weij (see Snow, 1932)

(٢) Polar

(٣) Hitchcock & Zimmerman 1935

داخل النبات بزيادة معدل النتج . بينما انتقلت المواد ، عند رشها أو وضعها في عجينة لانولينية فوق الأطراف الخضرية ، في الاتجاه القاعدى كما وضح من تدرج ظهور مفعولها في هذا الاتجاه . وظهر مفعول المركبات في الاتجاهين العلوى والسفلى عند وضعها فوق منتصف ساق النبات . وخلص هيتشكوك وتسيمرمان من ذلك إلى أن مركبات النمر تستطيع الحركة والانتقال في جميع الاتجاهات خلال أنسجة النبات .

ويؤخذ من نتائج بعض التقديرات أن معدل حركة الأوكسين بالأنسجة أعلى مما يمكن التعليل لهذه الحركة بانتشار الذائبات البسيط . وتدل بعض الدلائل على أن الحيوية النسيجية النباتية شأنا واضحا في عملية الانتقال الأوكسينى . أما الطريقة التى تؤثر بها هذه الحيوية فغير معلومة .

عرق الهرمونات بالتكوين الجذرى

من الملاحظ أن وجود البراعم ، وبخاصة النامية منها ، وكذلك الأوراق ، وعلى الأخص الحديثة التكوين ، على العقل النباتية يساعد كثيراً على تكوين الجذور عليها عند زراعتها في الوسط الملائم . وتوحى هذه الملاحظة بأن هرمونات النمو المتكونة في البراعم النامية وفي الأوراق الحديثة تنتقل إلى الجزء القاعدى من العقلة وتؤدي إلى تنشيط تكوين الجذور عليها . فقد أوضح « ثيان » (١٩٣٧) أن جذوراً كثيرة قد تكونت بقواعد عقل العنب المعاملة ، لمدة ٢٤ ساعة ، بمحلول أوكسينى مناسب (٢٠ مجم من حامض إندول الخليك في اللتر) بعد أسبوعين من زراعتها ، بينما لم يكن قد تكون إذ ذاك شئ على نظائرها .

وثمة طائفة من المركبات الكيميائية تنشط التكوين الجذرى عند وضعها فوق الأعضاء النباتية على هيئة عجينة (فى اللانولين مثلاً) ، أو عند غمس الأعضاء في مساحيقها أو محاليلها المائية أو الكحولية ، أو عند حقنها بهذه المحاليل ومن أهم هذه المركبات حامض ألفا - نفتالين الخليك ، وحامض إندول البيوتيريك ، وحامض إندول البروبيونيك ، وحامض فينيل الخليك ، وحامض فينيل البروبيونيك ، وحامض فينيل الاكريليك (سيناميك) . وكذلك بعض الإسترات مثل

بيتا - إندول خلات الميثيل ، وبيتا - إندول بروبيونات الميثيل ، وبيتا - إندول بيوتيرات الميثيل ، وجاما - نفتالين خلات الميثيل ، وجاما - نفتالين خلات الإيثيل ، وفينيل خلات الميثيل ، وفينيل خلات الإيثيل . وكثير من مشتقات حامض الفينوكسى والبنزويك التى يعامل النبات بأبخرتها مثل حامض ألفا - (٢ ، ٤ دايكلوروفينوكسى) - البروبيونيك .

ويتفاوت التركيز المناسب من هذه المركبات من ٠.٠٠١ أو أقل إلى ٤ ٪ . لتكوين الجذور في نوع النبات الواحد ، كما يختلف هذا التركيز من نوع إلى آخر . وقد يجاب أحد أنواع النبات على مركب معين ولا يجاب على مركب آخر ، بينما يصدر العكس من نبات غيره . ومن أجل ذلك يحسن إجراء المعاملة بمركبين أو أكثر ضماناً لتحقيق الفائدة في أكبر عدد ممكن من أنواع النبات . ويمكن القول ، بصفة عامة ، إن حامض بيتا - إندول البيوتريك وألفا - نفتالين الخليك يصلحان معاً لمعظم أو جميع أنواع النباتات .

وتستعمل هذه المركبات الكيماوية بطريقة عملية وعلى نطاق واسع في زيادة التكوين الجذرى بالنباتات ذات الأهمية الاقتصادية وعلى العقل النباتية ، سيما وأن مثل هذه المركبات لا يقتصر تأثيرها على تنشيط التكوين الجذرى على العقل التى تكون جذوراً عند عدم معاملتها ، بل تسبب تكوين الجذور على العقل اللاورقية التى ليس من طبيعتها أن تكون جذوراً عند زراعتها . وفضلاً عن ذلك فإن هذه المركبات لا تؤدي إلى زيادة معدل التكوين الجذرى فحسب بل تساعد أيضاً على إنتاج عدد أوفر من الجذور . ففي إحدى التجارب التى أجراها د. بيرس ، (١) (١٩٣٨) على العقل الساقية لنبات الصفصاف (٢) غمست الأطراف القاعدية لمجموعة والأطراف القمية لمجموعة أخرى من العقل في ماء الصنبور المحتوى على ٤ جزء في المليون من حامض إندول البيوتريك . وعوملت مجموعتان أخريان من العقل بماء الصنبور فقط للمقارنة . ثم غسلت جميع

(١) H. L. Pearse

(٢) Willow, or *Salix vitellina*

العقل بالماء بعد ٢٤ ساعة من وقت معاملتها، ووضعت وهي قائمة في مزرعة رملية. ثم استخرجت العقل بعد أسبوع من زراعتها وغسلت وأحصيت الجذور المتكونة عليها.

الطرف المعامل	تركيز محلول حامض لاندول البيوتيريك (أجزاء في المليون)	متوسط عدد الجذور على كل عقلة		
		النصف القمي	النصف القاعدي	المجموع
القاعدة	صفر	١٠٤	٦٠٤	٧٠٨
	٤٠	١٠٦	١٢٠٩	١٤٠٥
القمة	صفر	٢٠٦	٧٠٤	١٠٠٠
	٤٠	١٣٠٨	١٣٠٦	٢٧٠٤

جدول (٨)

وتدل نتائج هذه التجربة المبينة في جدول (٨) على أن العقل المعاملة قد أنتجت من الجذور ضعف ما أنتجته عقل المقارنة أو أكثر. بيد أن المعاملة القاعدية قد أدت إلى مضاعفة التكوين الجذري على الأنصاف القاعدية فقط من العقل، دون أن تؤدي إلى زيادة محسوسة في عدد الجذور المتكونة على أنصافها القمية. بينما أسفرت المعاملة القمية عن زيادة التكوين الجذري لا على الجزء القاعدي فحسب بل على طول العقلة كله. وهذا يدعم ما سبقته الإشارة إليه من انتقال بعض المركبات الهرمونية بصفة أساسية في الاتجاه القاعدي لبعض الأعضاء النباتية. هذا ويتأثر التكوين الجذري بعدة عوامل أخرى، من بينها الكروماتيدات وبعض المواد الغذائية. وتتوافر الأدلة تدريجياً على أهمية بعض المركبات المشابهة للهرمونات لتكوين الجذور كالنيامين (فيتامين ب) والاسكوربيك (فيتامين ج) وغيرهما.

طرق المعاملة

يمكن معاملة العقل النباتية بمركبات النمو بطرق ثلاث:

- (١) يغمس الجزء القاعدي من العقلة لمدة ٢٤ - ٤٨ ساعة في محلول المركب المائي (من ٠.٥ إلى ٨٠ مجم من حامض بيتا - لاندول البيوتيريك أو ألفا - نفتالين الخليك مثلاً في لتر من الماء). ثم تزرع العقل في البيئة المناسبة.

(٢) تغمس قاعدة العقلة في محلول المركب الكحولى (من ١ - ١٠ مجم بيتا - إندول البيوتيريك في محلول ٥٠ ٪ من الكحول) . ثم تزرع العقلة - بمد مجرد غمسها ودون حاجة لنقعها - في الوسط الملائم . ويمكن ، بطريقة مماثلة ، استعمال أحد أملاح حامض ألفا - نفتالين الخليك القابلة للذوبان في الماء بدلا من الكحول .

(٣) تغمس قاعدة العقلة في مسحوق خليط يتكون من ١ - ١٠ مجم من المركب الهرمونى مع جرام واحد من مسحوق الطابق (١) . ثم تزرع العقلة في وسط نموها الملائم . وبلا حظ أن ما يعلق بقاعدة العقلة المبللة من الخليط يكفى لتنشيط التكوين الجندري عليها . وهذه أكثر الطرق استعمالا في الوقت الحاضر .

هرمنة البذور

دلت نتائج كثير من التجارب على أن نقع البذور في محاليل مركزة من هرمونات النمو قبل زراعتها يؤدي إلى تراكم الهرمونات بأنسجة الجنين الناشئة ، فينمو نمواً خضرانياً فائقاً ، وقد يكون إزهاره مبكراً . ففي إحدى التجارب نقع « كولودنى » (١٩٣٦) بذور الشوفان لمدة ٢٤ — ٤٨ ساعة في نوعين من المحاليل :

- أ — محلول حامض بيتا - إندول الخليك (١ - ٢ مجم / ١٠ سم^٣ ماء) .
 - ب — محلول إندوسبرم الذرة (بدون أجنة) المجرأ تجزئة دقيقة والمبلل بالماء .
- ونقعت بذور المقارنة لنفس الفترة الزمنية في ماء مقطر أو نشارة خشبية مبللة . ثم زرعت البذور في التربة تحت ظروف ملائمة . فتلكأت نباتات البذور الهرمنة بإندوسبرم الذرة في أطوار نموها الأولى عن نباتات المقارنة ، بيد أنها ما لبثت أن فاقتها وأزهرت اثني عشر يوماً قبلها . أما نباتات البذور التى نقعت في المحلول الآخر فقد كانت متميزة تمييزاً واضحاً وأقوى كثيراً من نظائرها . وأنتجت ، على الرغم من إزهارها مع نباتات المقارنة ، كمية من الحبوب تزيد بنسبة ٥٥ ٪ عما أنتجته هذه الأخيرة .

يتضح إذن أن هرمنة ، البذور قبل زراعتها تسبب في بعض الحالات سرعة نشوء النباتات واختزال فترة نموها الخضري ، كما تسبب في حالات أخرى انتعاش النمو المقرون بزيادة المحصول . وقد يصبح لمعاملة البذور بالمحاليل الهرمونية المركزة قيمة اقتصادية عظيمة إذا ما طبق استعمالها على نطاق واسع في الزراعة .

عقد الثمار وتكوين الثمار المبررية

هناك طائفة من مركبات النمو من شأنها أن تسبب عقد الثمار بالأزهار غير الملقحة . كما قد تؤدي - في ظروف معينة - إلى زيادة حجم الثمار الناتجة من أزهار ملقحة . وفي الحالة الأخيرة قد لا تتكون البذور ببعض أجزاء الثمرة ، وإن تكن المركبات لا تعطل نمو البويضات التي قد تم إخصابها .

فإذا رشت عناقيد البراعم الزهرية لنبات الطماطم مثلاً عند بداية تفتح أزهاره بمحلول حامض ٢ ، ٤ - دايكوروفينو كسي الخليك (٥ ملليجرامات بالتر) أو حامض ٢ ، ٥ - دايكوروفينويك (١٠٠ ملليجرام بالتر) ، تكونت بهذه العناقيد المعاملة ثمار لا بذرية من غير لقاح .

وقد تعامل الأزهار بأبخرة بعض المركبات كالإسترات الإيثيلية أو الميثيلية لحامض بيتا - نفثوكسي الخليك وألفا - (٢ - كلوروفينو كسي) - البروبيونيك .

تساقط الثمار

تساقط ثمار كثير من النباتات وبخاصة الفواكه ، كالتفاح ، قبل تمام نضجها . وقد أوضح جاردنر وغيره ، (١) (١٩٣٩) أهمية مركبات النمو في منع هذه الظاهرة عند رش النباتات ، وقت بداية التساقط ، بتركيزات مناسبة من محاليل هذه المركبات . ويبدو أن حامض ألفا - نفثالين الخليك (١٠ - ٥٠ مجم في اللتر) هو أعظم هذه المركبات فائدة .

الطلائات

ليست الأوكسينات سوى طائفة واحدة من الهرمونات التي توجد في أنسجة

النبات . فقد استدل قنت من بعض تجاربه (١٩٣٨) على وجود مجموعة أخرى من الهرمونات بالنبات ، اقترح تسميتها « كالينات » (١) . ويعتقد قنت أن ثمة ثلاثة - على الأقل - من هذه الهرمونات ، (١) الرايزوكالين (٢) وهو يتكون في أعضاء النبات الهوائية ، وضروري - بالتعاون مع الأوكسين - لتكوين الجذور ، (٢) الكرلوكالين (٣) وهو يتكون في الجذور ، وضروري - بالتعاون مع الأوكسين - لاستطالة السوق والبراعم ، (٣) الفيلوكالين (٤) . ويبدو أنه يتكون في الأوراق وضروري للنمو الورقي .

ويذهب الظن بثنت إلى القول بأن الأوكسين إنما يؤثر في التكوين الجذري والنمو الساقى أو البرعمى عند تعاونه - وعند تعاونه فقط - مع الرايزوكالين والكرلوكالين . وقد استند فيما ذهب إليه لنتائج التجارب الموضحة في جدول (٩) .

حالة النباتات	تجربة رقم (١) النمو في ٩ أيام بالمليمترات	تجربة رقم (٢) نمو البراعم الإبطية		تجربة رقم (٣) متوسط سطح الورقة الثانية بالمليمترات المربعة	تجربة رقم (٤) متوسط عدد الجذور والأصول الجذرية المتكونة في ٧ أيام
		مع الأوكسين	بدون الأوكسين		
ذات فلقات و ذات جذور	٢٠٦٥	٧١	٦٥٨	٢٤٥	٢١٣
ذات فلقات و بدون جذور	٨٠٨	٣٦	١٤٥	١٩٥	١٧٣
بدون فلقات و ذات جذور	٩١٩	٥٤	٢٢٧	١٠	٥١
بدون فلقات و بدون جذور	١٩٠	١٥	١٥	١٠ المتوسط قبل التجربة = ١٠	—

جدول (٩) - توضح التجربة الأولى نمو سويقات بادرات البسلة البالغ طولها عند بدء التجربة ١٠ - ١٥ سم ، والموضوعة بعد إزالة فلقاتها أو جذورها أو هما معا في محلول ٠.٢٪ من سكر القصب . وتوضح الثانية نمو البراعم الإبطية في نباتات البسلة التي بترت قممها بعد إزالة الجذور أو الفلقات مباشرة . وقد عوملت نباتات العمود الأول بعد بتر قممها مباشرة بعجينة أوكسينية مركزة . وتوضح التجربة الثالثة مساحة السطح الورقي بعد عشرة أيام من وقت إزالة الفلقات أو الجذور . وتوضح الأخيرة متوسط عدد الجذور والأصول الجذرية (الممكن مشاهدتها بالمجهر) المتكونة في غضون أسبوع على السويقات التي قطعت من بادرات البسلة بعد ٤ - ٧ أيام من وقت إزالة جذورها أو فلقاتها ، والتي وضعت في محلول ٠.٢٪ من سكر القصب وعوملت أطرافها - بعد بتر قممها - بعجينة أوكسينية مركزة .

(١) Calines (٢) Rhizocaline (٣) Cualocaline (٤) Phyllocaline

وقد خلصت فنت من نتائج تجربته الأولى إلى أن عاملاً ضرورياً (الكولوكالين) لاستطالة السويقات يتكون في الجذور ويخزن ، إلى حد ما ، بالفلقات . وأخذ من نتائج التجربة الثانية أن عامل النمو الوارد من الجذور ضروري أيضاً لنمو البراعم الإبطية ، وأن المعاملة الأوكسينية تؤخر النمو البرعمي ولكنها - فيما عدا ذلك - لا تغير النتائج . أى أن الأوكسين إما يثبط البراعم الجانبية عن طريق هذا العامل الآخر (الكولوكالين) الضروري للنمو البرعمي . أما التجربة الثالثة فدلّت نتائجها على أن حجم الأوراق لم يزد في النباتات عديمة الفلقات . هذا وقد ذكر فنت أن أوراق النباتات - حتى عديمة الفلقات منها - قد زاد حجمها زيادة بالغة عند تعريضها لقوة إضاءة كافية . واستدل من ذلك على أن عامل نمو ورقى (فيلوكالين) يتكون في وجود الضوء بالأوراق ، ويختزن بالفلقات . وأخذ من نتائج رابعة التجارب أن التكوين الجذري يتوقف على وجود عامل خاص (الرايزوكالين) يرد من الفلقات ويتعاون مع الأوكسين .

ويعتقد فنت أن وجود الأوكسين من شأنه أن يؤدي إلى إعادة توزيع الكالينات بالنبات . فتتراكم هذه المركبات حيث يكون تركيز الأوكسين عالياً ، ويتناقص تركيزها في مناطق التركيزات الأوكسينية الواطئة . وعلى أساس هذا الافتراض يمكن تفسير ظاهرة التعطل البرعمي أو السيادة القمية بأنها نتيجة لاستمرار توارد الكولوكالين نحو البرعم القمي طالما أن هذا الأخير يبتج أوكسيناً ، فتمضى الساق النباتية ، بفضل تعاون الأوكسين مع الكولوكالين ، في استطالتها . وتظل البراعم الجانبية عاجزة عن النمو طالما ظلت حركة الكولوكالين نحو البرعم القمي مستمرة . أى أن تثبيط نموها ليس أثراً مباشراً لفعل الأوكسين ، وإنما مرده إلى تحول الكولوكالين عنها .

الدراسات

يتجه الظن عند العالم الروسى « ليزنيسكو »^(١) وكثير غيره من العلماء إلى أن نشوء النبات الحولى يشتمل على سلسلة من المراحل أو الأطوار التى يلى بعضها

بعضاً في تتابع محكم ، فلا يمر النبات بطور مالم يستكمل طور نموه السابق له استكمالاً تاماً . والرأى عند لينينسكو أن نشوء النباتات الحولية يتضمن طورين بارزين ، أحدهما حرارى (١) والآخر ضوئى (٢) .

(١) الطور الحرارى

يتأثر التشكل الداخلى (٣) لأعضاء النبات تأثراً خفياً بالغاً أثناء طور نموه الأول بتغير درجة الحرارة . أما الشكل الظاهرى العام للنبات فلا يتأثر عادة أثناء هذا الطور الحرارى بما يصيب النظام الداخلى من تغييرات . ويختلف طول الفترة اللازمة لإتمام هذا الطور باختلاف نوع النبات وظروف البيئة السائدة .

وفي النباتات الشتوية (التى تزرع شتاء) ينشط الطور الحرارى ، وما ينطوى عليه من تغير داخلى ، كلما انخفضت الحرارة عن درجة قصوى يتوقف عند تجاوزها هذا الطور توقفاً تاماً . ويظل النبات إذ ذاك عقيماً بسبب عجزه عن الدخول فى طور نموه التالى المؤدى لتزهيره من جراء عدم اكتمال طور نموه الأول . فكثير من أنواع القمح الشتوى يخرج شطوطها بوفرة هائلة عند زراعتها فى فصل الربيع ، دون أن تسنبل فى هذا الفصل إلا نادراً . وليس هذا لأن القمح الشتوى يحتاج لوقت أطول قبل ظهور سنبله ، وإنما مرد ذلك إلى أن عدم توافر الدرجات الحرارية الواطئة من شأنه أن يحول دون مرور النبات بطور نموه الحرارى .

وقد أوضح د تومبسون ، (٤) أن ٧٤ ٪ من نباتات الكرفس المستنبته من منتصف فبراير إلى اليوم الأول من أبريل فى كن لتربية النباتات (٦٠ - ٧٠ ° ف [١٦ - ٢١ ° م]) قد كونت ، عند تعريضها ثلاثين يوماً لدرجة ٤٠ - ٥٠ ° ف (٤ - ١٠ ° م) ، حوامل بذرية بعد نقلها من كن التربية إلى الحقل . بينما لم يتكون حامل بذرى واحد فى مجموعة أخرى غير ذات معاملة حرارية واطئة من نفس الغراس ومنقولة إلى الحقل فى ذات الوقت .

وذكر د تومبسون ، (٥) أن نباتات الكرنب المنقولة لسكن دافى فى أكتوبر

Thermo-stage (١) Photostage (٢)

Morphogenic or structural development (٣)

J. R. Thomson 1936 (٥) Thompson, H. C. 1933 (٤)

كانت إلى ما بعد عامين لا تزال مستمرة في نموها نمواً هائلاً دون أن تزهر . بينما أزهرت تلك النباتات التي نقلت في الوقت ذاته إلى كن بارد في ٢٢ أسبوعاً . أما النباتات التي استبقيت في الفضاء حتى شهر ديسمبر ، لكي تفيد الفائدة الكاملة من برودة الشتاء ، ثم نقلت إلى كن دافئ فقد أزهرت في ستة أسابيع .

وفي أمريكا ، لوحظ أنه إذا تأخرت زراعة القمح الشتوى وكانت رطوبة التربة كافية لبدء إنبات الحبوب دون استكمال هذا الإنبات قبل حلول برودة الجو ، وبحيث لا تظهر البادرات قبل الربيع ، فإن النباتات تنمو وتسنبل كالمعتاد . أما إذا كانت الرطوبة غير كافية وظلت البذور كامنة حتى فصل الربيع ثم نبتت ، فلا تسنبل النباتات الناتجة ، أى يكون شأنها كالقمح الشتوى المزروع في الربيع . ويؤخذ من هذه النتائج أن برودة الشتاء إنما تؤثر في البذور النابتة فقط ، ولا تؤثر في البذور الكامنة . أى أن يحدى التأثير في الطور الحرارى ما لم تقطع فترة السكون ويشرع الجنين فعلاً في النمو .

ولقد بات معروفاً أن حفظ البذور المنقوعة لبعض الحاصلات الشتوية لفترة مناسبة في درجة حرارة قريبة من نقطة التجمد يؤدي إلى استكمال هذه البذور المستنبطة لطور نموها الأول خلال فترة التبريد . فتبدأ مثل هذه البذور طور نموها الثانى بعد زراعتها مباشرة ، وبذلك تختزل فترة النمو الخضرى للنباتات المتكونة . فإذا استنبتت بذور القمح الشتوى مثلاً استنباتاً جزئياً فحسب ، ثم حفظت في درجة حرارة تتراوح بين الصفر ، ٤° م لمدة ١٥ — ٧٠ يوماً . فإنها تستطيع أن تتجاوز طور نموها الحرارى أثناء فترة التبريد . وعند زراعة مثل هذه البذور المبردة في فصل الربيع ، تمر النباتات المتكونة مباشرة بطور نموها الثانى وتسنبل وتدرك بذورها في نفس الفصل . فبمثل هذه المعاملة يمكن إذن زراعة القمح الشتوى في الربيع ، ويكون أبدر محصولاً وأوفر إنتاجاً (تحت بعض الظروف ، كما في روسيا) من القمح الربيعى . ويختلف هذا عن القمح الشتوى في أن الأخير يحتاج طوره الحرارى إلى فترة طويلة من البرودة الشديدة ، بينما يحتاج القمح الربيعى لفترة تقصر كثيراً عنها .

وقد أطلق على مثل هذه المعاملة « الإرباع »^(١)، ومعناه اللفظي التهيؤ للربيع أو الاستحالة إلى ظروف ربيعية، وإن يكن هذا التعبير يطلق في الوقت الحاضر على أية معاملة بذرية من شأنها أن تؤدي إلى اختزال الطور الخضرى وتعجيل وقت التزهير في النباتات.

أما المحاصيل الصيفية، كالقطن مثلاً، فيلزم لاكتمال طور نموها الأول (الحرارى) أن تكون درجة الحرارة عالية نسبياً.

وينبغي لنجاح « الإرباع »، إلى جانب الدرجة الحرارية المناسبة، أن تحاط البذور بالمعاملة بتركيز مناسب من الأكسجين، وأن تحتوى على رطوبة نسبية لا تقل بصفة عامة عن ٥٠ ٪ من وزنها الجاف حتى يتسنى لأجنة هذه البذور أن تخرج من طور كونها وينشط نموها. ويتحقق ذلك عملياً بأن يضاف للبذور ٣٠ ٪ من وزنها الجاف ماء، فيشرع الجنين فى النمو دون أن يسمح له بالبروز من الغلاف البذرى، وتصبح البذور إذ ذاك صالحة للمعاملة. وواضح أن مثل هذه البذور لم تعد، من وجهة النظر الفسيولوجية، بذوراً حقيقية ولكنها فى الواقع مكافئة لنباتات نامية، وإن تكن لا تختلف إطلاقاً من حيث الشكل الخارجى عن البذور الكامنة. أما إذا كانت كمية الماء المضافة زائدة كما فى ظروف الإنبات العادية، فيكون نمو البذور سريعاً وتبرز الجذيرات للخارج، مما يؤدي إلى استحالة بذورها فى التربة كالمعتاد.

ويلاحظ أن إطالة المعاملة عن الفترة المثلى لا تبطل الإرباع، وإنما يبطله جفاف البذور المرباعة أو تعريضها لدرجات حرارية دافئة.

(٢) الطور الضوئى

لا يمر النبات بطوره الضوئى الضرورى إلا بعد اكتمال طوره الحرارى. ولا يحدث الطور الضوئى إلا إذا عرض النبات لفترات ضوئية ذات أطوال مناسبة. فطول الفترة الضوئية، وليست قوة الضوء ولا كميته التى يتلقاها النبات، هو الذى يحدد وقت إزهاره.

(١) Vernalization, or springification = bringing into spring conditions

فبعض أنواع النباتات مهيؤ للإزهار بأسرع ما يكون في مجال أطوال نهائية طويلة نسبياً (كأيام الصيف) . ويزهر كثير من هذه الأنواع ويشمر حتى في الإضاءة المستمرة ، بينما يظل عقيماً عند النمو في أيام قصار . ويطلق على مثل هذه الأنواع نباتات النهار الطويل ، ^(١) . ومن أمثلتها الحبوب والبنجر واللفت والفجل والخس والبرسيم ، وجميع نباتات المناطق المعتدلة التي تزهر في أواخر الربيع أو أوائل الصيف .

ويكون تزهر بعض أنواع أخرى من النباتات أسرع في مجال أطوال نهائية قصيرة نسبياً (كأيام أوائل الربيع) . وتظل مثل هذه النباتات على الحالة الخضرية دون أن تزهر عند نموها تحت تأثير فترات ضوئية أطول . ويطلق عليها نباتات النهار القصير ، ^(٢) . ومن أمثلتها الكوزميا وبعض أنواع الدخان والسالفيا والداليا والبنفسج والأراولا (الكريزا نثيمم) والناستورتيوم والفول (صويا) ، وجميع نباتات المناطق المعتدلة التي تزهر في أوائل الربيع أو أواخر الصيف .

على أن ثمة أنواعاً من النباتات غير ذات فترة ضوئية حرجية ، ينمو معظمها خضرياً وتناسلياً في مجال واسع من الأطوال النهارية ، ويطلق عليها النباتات دائمة الإزهار أو عديمة التأثير بطول النهار ، ^(٣) . ومن أمثلتها عباد الشمس والطماطم والخنطة السوداء والقطن وناب الأسد (دنديلاين) .

وقد أطلق على علاقة نشوء النبات بطول فترة الضوء النهارية والتأقت الضوئي ، ^(٤) . ويرجع لبضاح هذه العلاقة إلى جارنر وألارد ، ^(٥) (١٩٢٠) اللذين تتبعوا نمو أحد أنواع الدخان ^(٦) في كن أثناء شهور الشتاء . ومن طبيعة نباتات هذا النوع أنها لا تزهر عادة في الصيف عند نموها في الفضاء . وقد أزهرت هذه النباتات - على الرغم من صغر حجمها بالنسبة لنباتات الفضاء - وأنتجت محصولاً وفيراً من البذور عند زراعتها في الكن أثناء الشتاء . وقد عزي جارنر وألارد تفاوت

Short - day plants (٢) Long - day plants (١)

Everblooming or day length - indifferent plants (٣)

Garner & Allard (٥) Photoperiodism (٤)

Maryland Mammoth variety of tobacco (٦)

نمو نباتات الدخان خلال الفصلين إلى اختلاف طول النهار . واستنتجنا أن الأيام القصيرة نسبياً تشجع الإزهار في هذا النوع من النبات . وقد حققت تجارب كثيرة ودقيقة فيما بعد هذا الاستنتاج .

ويبدو أن للنبات طولاً نهائياً مثالياً يحدث فيه التزهير بأسرع ما يمكن ، وإن يكن في استطاعة النبات الإزهار في مجال قريب من الطول المثالي . وللبعض النباتات مجال جد منحصر ، وهى نباتات النهار الطويل والنهار القصير النموذجية . فيزهري نبات « الجازع »^(١) عند تعريضه لطول نهاري قدره ١٤ ساعة ، ويتأخر إزهاره طويلاً في طول نهاري قدره ١٣ ساعة ، ويكون نموه خضرياً صرفاً إذا ما قصر الطول النهاري عن ذلك . ويظل نبات « الكوزميا » خضري النماء بصفة مستديمة في الأيام الطوال . وللبعض الآخر مجال واسع ، فيزهري القمح مثلاً آخر الأمر - تحت بعض الظروف - في الأيام القصار .

وفي إحدى التجارب عرضت نباتات السالفيما (قصيرة النهار) والخس والفجل والشعير (طوال النهار) والحنطة السوداء والطحاطم (عديم التأثير بطول النهار) لفترات ضوئية مختلفة (٥ ، ٧ ، ١٢ ، ١٧ ، ١٩ ، ٢٤ ساعة) . فأزهرت السالفيما في الفترات ٥ ، ٧ ، ١٢ ، ١٧ ولم تزهري في الفترتين ١٩ ، ٢٤ ساعة . أما الخس والفجل فقد أزهرتا في الفترات ١٧ ، ١٩ ، ٢٤ ساعة ، ولم يزهرا في الفترات الضوئية الأقصر . كذلك كان إزهار الشعير أسرع كثيراً في الفترات الضوئية الأطول . وأما الحنطة السوداء فقد أزهرت في جميع الأطوال الضوئية . وكذلك فعلت الطحاطم إلا في الفترتين ٥ ، ٢٤ ساعة . وقد أفضت الإضاءة الصناعية المستمرة إلى قتل أوراق هذا النبات .

ويلاحظ أنه ليس من الضروري أن تستمر ظروف الفترة الضوئية الملائمة طوال دورة نمو النبات ، بل هى ضرورية لوقت معين فقط بعد اكتمال طور النمو الأول . فلن يعوق النبات عن الإزهار نقله ، قبل إزهاره ، من الطول النهاري المخصص إلى طول نهاري غير ملائم . فقد أزهر نبات الكوزميا (وهو من قصار النهار) المستنبت اثني عشر يوماً في أنهر قصار بعد ثمانية أيام من نقله إلى

أنهر طوال . فدل ذلك على أن تأثير الطول النهاري إنما يحدث قبل ظهور البراعم الزهرية ببعض الوقت ، وأن هذا التأثير لا ينتفى بتغير الطول النهاري فيما بعد .

وتشير الدلائل الحاضرة إلى أن التأثيرات التي تصيب نشوء النبات من جرم تعرضه أو افتقاده للفترة الضوئية الملائمة إنما تعتمد اعتماداً جزئياً على الأقل - وربما اعتماداً كلياً - على تنظيم هورموني . وقد أوضح البعض (١) أن عمليات التحول الداخلية التي تسببها التغيرات في الأطوال النهارية والمؤدية للإزهار إنما تحدث في الأنسجة الورقية ، وإن تكن تتميز تميزاً كلياً عن البناء السكري بوايدراتي . ويبدو أن تأثير هذه العمليات إنما ينتقل من الأوراق إلى مناطق النمو بوسيلة مادية ذات طبيعة هرمونية . واقترح هذا البعض اسم « فلوريجن » (٢) للهرمون الزهري المفترض .

وتعزز بعض التجارب العملية هذا الافتراض . فقد تكونت الأزهار فوق أطراف نبات الفول (صويا) العلوية فقط عند تعريض هذه الأطراف لإضاءة يومية قدرها تسع ساعات، وتعريض أجزاء النبات السفلية لأربع عشرة ساعة. وتكونت الأزهار على الأجزاء السفلية لحسب عند استقبال هذه الأجزاء لإضاءة يومية قدرها تسع ساعات ، والأطراف العلوية لأربع عشرة ساعة . على أنه عند تجريد طرف النبات من الأوراق وتعريضه لطول نهارى قدره أربع عشرة ساعة ، تتكون الأزهار عليه إذا ما عرض جزء النبات السفلى لتسع ساعات واستبقى هذا الجزء مجرداً من الأزهار . والذي يبدو أنه تحت تأثير فترة ضوئية قصيرة تبني بالأوراق مواد نوعية ضرورية للإزهار . وتنتقل هذه المواد الشبيهة بالهرمونات ، تحت ظروف هذه التجربة ، إلى الأطراف العلوية من النبات . وبالمثل تتكون الأزهار على جزء النبات السفلى عند تجريده من الأوراق وتعريضه لإضاءة يومية قدرها أربع عشرة ساعة إذا ما استقبل الطرف العلوى تسع ساعات واستبقى مجرداً من الأزهار . وتنشأ أعضاء الادخار الأرضية في معظم النباتات تحت ظروف النهار القصير.

(١) The Russian investigator Cajlachjan(see Garner, 1937)

(٢) Florigen, or flower hormone

أما البطاطس فشاذ لأن تكوينه للدرنات إنما يجرد في الأيام الطوال ، وحتى تحت ظروف الإضاءة المستمرة . وفي إحدى التجارب استندبت الطرطوفة تحت ظروف أنهر طوال وأنهر قصار خلال شهور الصيف فذكرت طوال النهار جذوراً أرضية ، ولكنها لم تكون درنات ، بينما كونت الأخرى درنات فقط ، لا سوقاً أرضية . على أنه عند تعرض الأطراف الساقية فقط لظروف النهار القصير ، وذلك بتغطيتها - بعد فترة نهائية محددة - بقلائس قماشية سوداء ، في حين يستقبل باقي النبات الطول النهاري الصيفي المعتاد ، تصرفت النباتات كما لو كانت معرضة بأكملها لظروف النهار القصير ، أي أنتجت درنات . وواضح أن مجاوبات الأطراف الساقية المتباينة على الفترات الضوئية المختلفة تنتقل بطريقة ما إلى أعضاء النبات الأرضية ، حيث تؤثر في نشوئها تأثيراً تنظيمياً . ولعل أيسر وأصوب افتراض لتفسير مثل هذا التأثير هو حدوثه على أساس تنظيم هرموني .

ويمكن الاستفادة على وجه فعال من التطبيقات العملية لهذه الظاهرة . فبإتقاص فترة التعريض اليومية للضوء يمكن تبكير إزهار نباتات النهار القصير ، كالأراولا مثلاً ، في الأنهر الطوال . أما نباتات الزهور ذات النهار الطويل فيمكن اختزال الوقت اللازم لبلوغها طور الإزهار خلال شهور الشتاء اختزالاً كبيراً بزيادة الطول النهاري بإضاءة صناعية إضافية .

وثمة ما يدل أيضاً على أن بعض النباتات ، مثل « الديجيتاليس » (١) و « السكراسيولا » (٢) ، تظل لسنوات عدة خضرية النماء عند زراعتها في كن التربية ، ولا تزهر إلا بعد تعريضها بعض الوقت لدرجات حرارية واطئة (٤ - ١٠° ص) . على أن برودة الليل تكفي في كثير من الأحيان لإحداث هذا التأثير . وقد أطلقت عبارة « التآقت الحراري » (٣) على علاقة إزهار النبات بالتعريض للدرجات الحرارية الواطئة .

Digitalis purpurea (١)

Crassula rubicunda (٢)

Thermoperiodism (٣)

الاحساس والحركة في النبات

يعتبر الإحساس والحركة من أهم ظواهر الحياة في الكائنات الحية . وتشاهد الحركة بوضوح تام في النباتات الدنيئة ، وعلى الأخص في الطحالب كالـ *Chlamydomonas* (١) والـ *Volvox* (٢) وغيرهما أما في النباتات الراقية فتسكون الحركة عادة غير ملحوظة نظراً للبطء الذي تتم به . على أنه قد بات ممكناً ، بفضل الطرق الفنية الحديثة لتصوير المرئيات المتحركة ، عرض حركات أعضاء النبات بصورة تجعل مشاهدتها أمراً ممكناً . فإذا التقطت صور متعددة في فترات متتالية منتظمة لمدة بضعة أسابيع للنبات أثناء نموه ، ثم مرر شريط هذه الصور خلال جهاز الإظهار ، شوهدت جميع الحركات - التي كانت قد حدثت خلال بضعة أسابيع النمو - تتم بصورة واضحة مذهشة في دقائق معدودة . فقد شوهدت ، بهذه الوسيلة ، أوراق نبات الدخان مثلاً تصعد وتهبط بكناحي الطير أثناء طيرانه ، كما شوهدت قمة الساق تتحرك حركة لولبية تكاد تسكون منتظمة .

ومن الثابت أيضاً أن نشوء النبات وسلوكه أثناء نموه يتأثران تأثراً تكيفياً بالغاً بما يطرأ على العوامل البيئية الخارجية من تغيرات يجاوب النبات عليها بقدر وكيفية يتوقف مداهما على ما يسمى « بالإحساس النوعي » (٣) لبروتوبلازم خلاياه . ويطلق على التغير الذي يحدث في الظروف البيئية المحيطة « المؤثر أو المنبه » (٤) ، وعلى ما يطرأ على سلوك النبات رداً على هذا المؤثر « مجاوبة » (٥) ، وعلى المجاوبة إن كانت مقرونة بحركة رداً على مؤثر خارجي يعمل من جانب واحد أو تزيد قوة تأثيره في أحد الجوانب عنها في الجوانب الأخرى « انتحاء » (٦) .

Volvox (٢)

Chlamydomonas (١)

Stimulus (٤)

Specific irritability (٣)

Tropism (٦)

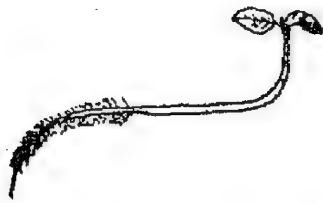
Response (٥)

الانتحاءات

تثير كثير من المؤثرات الخارجية بأعضاء النبات مجاوبات حركية ، يكون عادة لانتجاه الانحرافات الناتجة منها علاقة بالانتحاء الذى تعمل منه هذه المؤثرات بقوتها العظمى . ويطلق على الحركات التى تثيرها مؤثرات الجاذبية الأرضية ، واختلاف القوة الضوئية ، والمحتوى المائى للتربة ، والمركبات الكيميائية ، والتلامس ، الانتحاء الأرضى ، (١) و الانتحاء الضوئى (٢) و الانتحاء المائى ، (٣) و الانتحاء الكيميائى ، (٤) و الانتحاء اللمسى ، (٥) على الترتيب . ويوصف الانتحاء بأنه « موجب » متى انحرف العضو النباتى تجاه الجانب الذى يعمل منه المؤثر . وبأنه « سالب » متى انحرف فى الاتجاه المضاد .

الانتحاء الأرضى

تتجه السوق الرئيسية للنباتات عمودية إلى أعلى ، بينما تتجه جذورها الرئيسية عمودية إلى أسفل . وتحتفظ النباتات بهذا الوضع فى الضوء والظلام على السواء . وإذا وضعت بادرة نباتية ، كبادرة الخردل (٦) مثلاً ، فى وضع أفقى فإن



شكل (٣٥) - رسم تخطيطى يوضح انحراف السويقة الجنينية السفلى وجذير بادرة الخردل ، عند وضعها أفقياً ، بفعل مؤثر الجاذبية الأرضية .

سويقتها لا تلبث أن تنحني شيئاً فشيئاً إلى أعلى ، بينما ينحني جذيرها تدريجياً إلى أسفل (شكل ٣٥) ، مما يوحى بإحياء قوياً بأن لمؤثر الجاذبية الأرضية تأثيراً فى تحديد هذا الوضع .

ويؤيد هذا الإحياء أن إدارة البادرة

النباتية ذات الوضع الأفقى حول محورها (كما لو ثبتت فى قرص الكلينوستات)

Geotropism (١) Phototropism (٢)

Hydrotropism (٣) Chemotropism (٤)

Haptotropism, or thigmotropism (٥)

White mustard, or *Brassica alba* (٦)

تؤدي إلى عدم حدوث أى انحراف أرضى ، بل يظل نمو السويقة والجذير مستمراً فى الاتجاه الأفقى . ومرد ذلك إلى أن كل جانب من جوانب البادرة يتخذ وضعاً علوياً ثم سفلياً وهكذا على التعاقب ، فلا تتسنى لأى جانب فرصة استقبال مؤثر الجاذبية الأرضية بالقدر الكافى لحدوث الانتحاء الأرضى .

وبالمثل ، لا تمنح جذور البادرات وسويقاتها عند تثبيت البذور النابتة حول محيط عجلة تدور بسرعة كبيرة فى مستوى أفقى . فيتأثر النمو بالقوة المركزية الطاردة التى تولدها سرعة الدوران بدرجة تكبر كثيراً درجة تأثيره بمؤثر الجاذبية الأرضية ، كما يتبين من نمو الجذور فى اتجاه تلك القوة (أى نحو الخارج) ومن نمو السويقات فى الاتجاه المضاد (أى إلى الداخل نحو مركز العجلة) . على أنه سرعان ما تحدث الانحرافات الأرضية لكل من السويقات والجذور عند وقف العجلة عن الدوران . أما عند إدارة العجلة دوراناً بطيئاً فإن الأعضاء النباتية تتخذ وضعاً وسطاً ، وتتوقف زاوية انحرافها النهائى عن المستوى الأفقى على سرعة الدوران .

وتدل مثل هذه التجارب على أن للجاذبية الأرضية سيطرة فعلية على توجيه الأعضاء النباتية لاتخاذ أوضاع معينة أثناء نموها .

ولما كانت الانتحاءات الأرضية إنما ترجع فى الواقع إلى اختلاف معدل النمو فى جانب العضو النباتى المواجه لمؤثر الجاذبية الأرضية وجانبه المضاد ، وكانت استطالة الأعضاء النباتية تتأثر ، كما سبق القول ، بكمية هرمونات النمو بها ، فقد خطر لـ لكثير من الباحثين أن دراسة تأثير الجاذبية الأرضية فى توزيع الهرمونات بأعضاء النبات قد تكون ذات موضوع فى تفسير مثل هذه الانحرافات .

ويؤخذ من نتائج بحوث عدة أن تعرض الأعضاء النباتية لفعل مؤثر الجاذبية الأرضية يسفر عن زيادة كمية الأوكسين فى جانب العضو المواجه للأرض ونقص كميته فى الجانب المضاد . فإذا وضع الغلاف الشوفانى مثلاً فى وضع أفقى ، ثم بترت قمته وقدرت كمية الأوكسين المنتشر من نصفي القمة فى قطعتين منفصلتين من الأجار ، تستقبل إحدهما أوكسين نصف القمة السفلى الذى كان مواجهاً للأرض وتستقبل الأخرى أوكسين نصفها الآخر العلوى ، كان ما ينتشر من نصف القمة السفلى أزيد كثيراً مما ينتشر من نصفها العلوى . ويحصل على نتائج مماثلة عند تقدير المحتوى

الأوكسينى لأنصاف قمم الجذور الأفقية الوضع . أى يكون تركيز الأوكسين بأنصافها السفلية أعلى من تركيزه بأنصافها العلوية .

ومما تجدر ملاحظته أن كمية الأوكسين الكلية الموجود بقمم الأغلفة أو الجذور لا تتغير بتغير أوضاع هذه الأعضاء من الاتجاه الرأسى إلى الاتجاه الأفقى . وأن الأعضاء المبتورة القمة تعجز عادة عن المجاورة على مؤثر الجاذبية الأرضية عند وضعها وضعاً أفقياً . على أن تقيم مثل هذه الأعضاء الأفقية بقمم مفصولة من أعضاء أخرى عمودية الوضع يودى إلى حدوث انحرافات أرضية .

وينتج عن زيادة تركيز الأوكسين بالجوانب السفلية لأعضاء النبات الهوائية الأفقية تنشيط استطالة هذه الجوانب بالنسبة لاستطالة جوانبها العلوية ، فتتحرف الأعضاء النامية إلى أعلى (اتجاه أرضى سالب) . أما فى الجذور الأفقية فتؤدى زيادة تركيز الأوكسين بجوانبها السفلية إلى تأخر استطالة هذه الجوانب ، فتتحرف الجذور إلى أسفل (اتجاه أرضى موجب) .

الاتجاه الضوئى

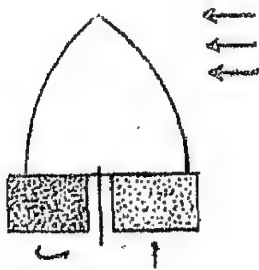
تنحني السوق النباتية النامية ، عند تعريضها للضوء من جانب واحد أو عند تعريض جوانبها لقوى ضوئية مختلفة ، تجاه مصدر الضوء أو الجانب الأشد إضاءة ، أى أنها ذات اتجاه ضوئى موجب . أما الجذور فعديمة الإحساس الضوئى ، إذا استثنى القليل منها كجذور الخردل مثلاً والجذور العرضية التى على السوق الهوائية لكثير من النباتات المتسلقة فإنها تنحرف بعيداً عن مصدر الضوء ، أى أنها ذات اتجاه ضوئى سالب .

ويلاحظ أن الساق النباتية المعرضة لمؤثر الضوء من جانب واحد تنحرف بمجرّد انحرافها عن الوضع الرأسى لاستقبال مؤثر الجاذبية الأرضية ، ويكون وضع الساق النهائى محصلة لفعل المؤثرين .

وترجع حركة السوق النباتية تجاه الإضاءة الجانبية إلى اختلاف معدل نمو جوانبها المضاءة عن معدل نمو جوانبها المظلمة . وآية ارتباط الانحرافات الضوئية

بالنمو وقف حركة النهايات المزهرة لنباتات عباد الشمس عن التوجه قبل المشرق في الصباح ومتابعة اتجاه الشمس أثناء النهار بمجرد توقف سوق هذه النباتات عن النمو . ومن الثابت أيضاً أن الانتحاء الضوئي للسويقات أو الأغلفة الورقية للبادرات لا يحدث إلا إذا كانت أطرافها القمية قد عرضت ذاتها للإضاءة الجانبية . أما إذا بترت الأطراف أو ظلت بأغطية من ورق القصدير مثلاً، ثم عرضت الأعضاء للضوء من جانب واحد فلا يحدث انحراف، أو قد يحدث انحراف طفيف فقط . بيد أن وضع قم قد عرضت لإضاءة جانبية فوق جذوع غير مضادة يؤدي إلى انحرافها انحرافاً ضوئياً واضحاً .

ويؤخذ من دراسة تأثير الضوء في توزيع الأوكسينات بالأعضاء النباتية النامية أن الانتحاء الضوئي يرجع ، فيما يظهر ، إلى وجود كميات غير متساوية من الأوكسين في جوانبها المضادة والمظللة . ففي إحدى التجارب فصل « قنت » (١٩٢٨) قيمة غلاف بادرة الشوفان بعد أن كانت قد عرضت من جانب واحد لإضاءة مناسبة (١٠٠٠ وحدة ضوئية)^(١)، ووضعها فوق قطعتين صغيرتين من الآجار بينهما لوح



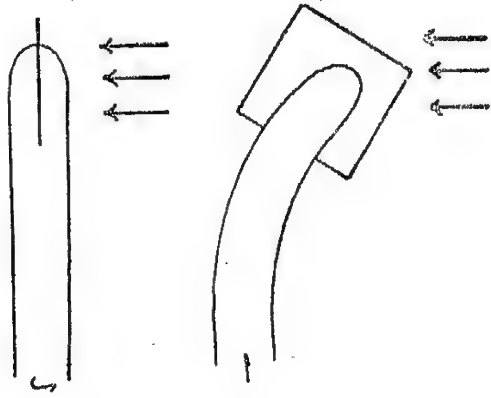
شكل (٣٦)

معدني رقيق (شفرة حلاقة) في اتجاه المستوى الذي يفصل جانب القمة الذي كان مواجه للضوء عن جانبها الذي كان مظللاً . وبهذه الطريقة انتشر الأوكسين من كل من الجانبين في قطعة أجارية مستقلة (شكل ٣٦) . ثم اختبر المحتهوى الأوكسيني لقطعتي الآجار بطريقة « اختبار الغلاف الشوفاني ، السالفة .

فدلت الانحرافات الناتجة على تلف ١٦ ٪ من كمية الأوكسين الموجود في القمة كلها بسبب إضاءتها الجانبية بالآلاف وحدة ضوئية . كما دلت على زيادة الأوكسين الذي انتشر من نصف القمة المظلل (٥٧ ٪) عن ذلك الذي انتشر من نصفها المضاد (٢٧ ٪) ، أو من نصف قمة غير مضادة . وظهر من تجربة المقارنة أن الأوكسين كان موزعاً توزيعاً منتظماً في القمة الشوفانية التي حفظت في الظلام . نخلص قنت

من نتائج هذه التجربة إلى أن الإضاءة من جانب واحد تؤدي إلى هجرة بعض الأوكسين من جانب القمة الشوفانية المضاء إلى جانبها المظلل . وأرجع قنت تأخير نمو الجانب المضاء من الغلاف الشوفاني المعرضة قمته لإضاءة جانبية إلى قلة الأوكسين الوارد من القمة خلايا استطالة هذا الجانب .

وقد خلص « بويسن ينسن » (١٩٢٨) لنتيجة مماثلة من تجربة أخرى شطر فيها القمة الشوفانية شطراً طولياً ، ووضع شريحة زجاجية رقيقة بين شطريها . ثم عرض الغلاف الشوفاني لإضاءة مناسبة من جانب واحد . فحدث انحراف ضوئي

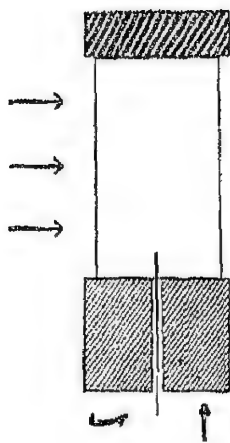


عادي عندما كانت الشريحة الزجاجية موازية لاتجاه الحزمة الضوئية (شكل ٣٧ - ١) . أما عندما كانت الشريحة متعامدة مع اتجاه الضوء (شكل ٣٧ - ب) فلم يحدث سوى انحراف طفيف جداً . ويبدو أن الشريحة الزجاجية قد منعت في هذه الحالة هجرة الأوكسين من جانب

شكل (٣٧)

الغلاف المضاء إلى جانبه المظلل ، فظلت كمية الأوكسين متساوية تقريباً في الجانبين ، بينما كانت حركة الأوكسين طليقة في الحالة الأولى .

وفي عام ١٩٣٢ عزز « فان أو فريبك » (١) نتائج قنت ، فيما يتعلق بهجرة الأوكسين إلى جانب القمة الشوفانية المظلل عند إضاءة البادرة من جانب واحد . وأوضح إلى جانب ذلك أن هذه الهجرة الأوكسينية لا تحدث في المناطق القمية فحسب ، بل تحدث أيضاً في غيرها من الأنسجة التي يمر الأوكسين خلالها . ففي بعض التجارب وضع فان أو فريبك قطعاً من الأجار المحتوي على الأوكسين فوق أجزاء من السويقة الجنينية السفلى لبادرة الفجل (٢) ، وجعل النهايات القاعدية لهذه الأجزاء ترتكز فوق قطعتين من الأجار النقي (١ ، ب) بينهما شفرة رقيقة



(شكل ٣٨) . ثم قدر المحتوى الأوكسينى لقطعتي الأجار في نهاية التجربة . فوجد أن كميتين متساويتين من الأوكسين قد تجمعتا في القطعتين عند إجراء التجربة في الظلام . أما عند إجرائها تحت تأثير إضاءة جانبية ، فقد كانت كمية الأوكسين بالقطعة ا ضعف كميته التي بالقطعة ب على وجه التقريب .

وقد وجد فان أوثيريك أن إضاءة بادرة الفجل إضاءة شكل (٣٨)

منتظمة لا تؤدي إلى نقص محتوى فلقاتها وقمة سويقتها السكلى من الأوكسين ، بالرغم من أن هذه الإضاءة المنتظمة تؤدي إلى خفض نمو سويقة البادرة . وخلص من نتائج تجاربه إلى أن هذا الخفض إنما يرجع لكون الخلايا أكثر حساسية للأوكسين في الظلام من حساسيتها له في الضوء . ورجح كذلك أن يكون جانب السويقة المظلل ، عند إضاءتها من جانب واحد ، أكثر حساسية للأوكسين من جانبها المضاء . أى أن السويقة تنحرف ، حتى بفرض انتظام توزيع الأوكسين بها ، تجاه مصدر الضوء نظراً لزيادة حساسية جانبها المظلل للأوكسين .

على أن أوثيريك قد اختبر عام ١٩٣٦ تأثير الضوء في مفعول « أوكسين ا » ، « الهثيروأوكسين » في نمو أغلفة شوفانية مبتورة ومقمنة بقطع أجارية ، ذات وضع جانبي ، محتوية على أحد الهرمونيين أو الآخر . فحدثت الانحرافات ، عند إضاءة الأغلفة إضاءة منتظمة وكذلك في الظلام ، في الاتجاهات المضادة للجوانب الموضوعة فوقها قطع الأجار . بيد أن الانحرافات كانت ، في تجارب « أوكسين ا » ، أقل في الضوء منها في الظلام . بينما كان من المتعذر ، في تجارب « الهثيروأوكسين » ، إدراك أى نقص في الانحرافات بفعل الضوء . فدلّت هذه النتائج بوضوح على أن « أوكسين ا » قد يعتوره « فتور أو تثبيط ضوئى » (١) . أما « الهثيروأوكسين » فإنه ، بعكس ذلك ، ذو « ثبات ضوئى » (٢) بين .

وقد أكد علماء آخرون ما ذهب اليه فنت من قبل من أن الإضاءة القوية

قد تسفر عن إتلاف الأوكسين أو فتوره وإبطاء مفعوله في الأنسجة النباتية . ومن أجل ذلك قد يرجع حدوث الانتحامات الضوئية تحت ظروف معينة ، إلى الحد من مفعول الأوكسين في جانب العضو النباتي المتضاء من جهة ، وإلى هجرة الأوكسين من جانبه المتضاء لجانبه المظلل من جهة أخرى .

ويختلف تأثير أشعات الطيف المختلفة في إحداث الانحرافات الضوئية . فقد ذكر « جونستون » ^(١) أن الموجات القصيرة (من ٤٤٠ إلى ٤٨٠ ملليميكرون) هي أكثر مفعولا . أما الموجات الطويلة في نهاية الطيف الحمراء فعديمة المفعول الضوئي تقريباً .

الانتحاء المائي

يلاحظ أن القمم الجذرية لبعض أنواع من النباتات تتجه نحو مناطق التربة الأكثر تشبعاً بالماء . فإذا استنبطت بذور بعض البقول أو القرعيات بين طبقتين من التربة إحداهما منددة بالماء والأخرى جافة في إطار تميل قاعدته ٤٥° عن الاتجاه العمودي ، وكانت الطبقة الجافة هي التي تسفل المستوى الفاصل بينهما ، فإن الجذور النامية تنحرف بعيداً عن التربة الجافة تجاه طبقة التربة العلوية المبللة وتنمو بمحاذاة المستوى الفاصل بين الترتين .

يبد أن « لوميس وإيثان » ^(٢) قد اختبرا (١٩٣٦) ، بنفس هذه الطريقة ، نمو آلاف البادرات التي تنتمي إلى ستة وعشرين نوعاً من النباتات المختلفة ، فوجدوا أن قلة ضئيلة من هذه الأنواع قد انتحت انتحاء مائياً موجباً . أما الكثرة الغالبة فسرعان ما وقف نمو جذورها ، التي بدأت تنمو إلى أسفل بفعل مؤثر الجاذبية الأرضية ، نظراً لعدم الكفاية المائية . وتدل نتائج هذه التجربة على أن ظاهرة « الانتحاء المائي » ليست من الظواهر التي تحدث بصفة عامة في ظروف الحقل الطبيعية .

(١) Johnston 1934

(٢) Loomis & Ewan

وترجع الانحرافات المائبة إلى اختلاف معدل نمو جانبي الجندر اختلافاً لا يزال يكتنف الغموض تفسير أسبابه .

الانتحاء الكيماوى

قد يكون لمركبات البيئة الكيماوية أثر توجيهى فى نمو بعض أعضاء النبات . فإذا استنبئت حبوب اللقاح فى مزرعة غذائية بها بعض أجزاء من المبيض ، تنحوت الأنايب اللقاحية عن الهواء وتوجهت تلقاء أجزاء المبيض . والمظنون أنه توجد بعضو التأنيث منبهات كيماوية تلعب دوراً هاماً فى توجيه نمو الأنبوبة اللقاحية . وتتميز هذه الأنبوبة ، فى ظروف التلقيح الطبيعية ، عبر أنسجة القلم ولا تخطيء مطلقاً التوجه الصائب نحو السكيس الجنينى مسترشدة ، فيما يبدو ، بالمركبات التى تفرزها خلايا البويضة الناضجة .

ولهذه الظاهرة ، التى يطلق عليها « الانتحاء الكيماوى الموجب » ، أهمية بالغة فى حياة الفطريات وغيرها من النباتات الرمية والطفيلية . فهى تساعد على توجيه الخيوط الفطرية (١) والممصات (٢) نحو مصادر المواد الغذائية . فإذا زرعت بعض الجراثيم الفطرية فوق السطح السفلى لورقة نباتية حقنت بمحلول سكرى مثلاً ، فإن الخيوط الفطرية تتسلل إلى أنسجة الورقة الداخلية عبر ثغورها بصورة مشابهة لما كان يحدث لو أن الورقة قد أصيبت بفطر متطفل .

الانتحاء الممسي

تشبت بعض المتسلقات على دعائمها بواسطة أعضاء خاصة محورة ، كالحاليق (٣) أو غير محورة من شأنها أن تتأثر بعامل التلامس مع سطوح أجسام صلبة غير مستوية فيثير فيها « انحرافات لمسية » واضحة . فبمجرد أن يلامس جانب « المحلاق » مثلاً جسماً صلباً ، تقصر خلايا هذا الجانب وتستطيل خلايا الجانب المضاد ، وتكون

Hyphae (١)

Haustoria (٢)

Tendrils (٣)

النتيجة التفاضل المحلاق حول الدعامه . وتتم هذه الحركة غير العكسية (١) عادة في دقائق معدودة ، وتتم في بعض أنواع النبات في أقل من دقيقة واحدة .

ومن الطريف أن مثل هذه الأعضاء تجاوب سريعاً على الملامسة مع الأجسام الصلبة مهما كانت خفيفة ، بفرض ألا تكون الأجسام ملساء تماماً وأن يحدث التماس في أكثر من موضع . أما ملامستها للسوائل أو الأجسام الملساء فلا تثير أى انحراف إطلاقاً . فيمكن حدوث انحراف المحلاق مثلاً أن يمرر فوق سطحه خيط رفيع وزن جزءاً يسيراً من المليونجرام ، بينما لا تسبب انحرافه قطرات المطر ولا قطرات من الزئبق أثقل بضع آلاف مرة من الخيط . ولم تفسر بعد ظاهرة الانتحاء اللامسي تفسيراً مقنعاً .

أما الحركات النباتية الأخرى (٢) التي ينبغي تمييزها تمييزاً تاماً من الانتحاءات ، فهي التي تصدر من بعض أعضاء النبات عند تأثرها بمنبه خارجي شامل يعمل فيها بأقدار متساوية من كل جانب ، وكذلك الحركات التي لا يتحدد اتجاهها باتجاه المؤثر الخارجي بل تصدر من العضو النباتي على وتيرة واحدة وفي نفس الاتجاه دون مراعاة للجانب الذي يعمل منه المؤثر . وتتضمن المؤثرات المؤدية لمثل هذه الحركات تغيرات الدرجة الحرارية أو القوة الضوئية للبيئة المحيطة . فتفتتح أزهار « الزعفران » (٣) عند نقاء من مكان بارد إلى آخر دافئ في غضون ٣-٥ دقائق . ومرد هذه الحركة إلى زيادة نمو سطح البتلات العلوى عن نمو سطحها السفلى في درجات الحرارة العالية ، فتتقوس نحو الخارج وتصبح الزهرة متفتحة . ويؤدي خفض درجة الحرارة إلى عكس ذلك تماماً .

وتغمض أزهار « زنبق الماء » (٤) و « وناب الأسد » و « الأوكزاليس أو الحبيض » (٥) عند خفض الضوء حول النبات ، فتغمض لا في المساء فحسب بل

(١) تتميز هذه الحركة عن غيرها من الحركات اللامسية ، التي سيشار إليها فيما بعد ، بأنها تحدث بصورة غير عكسية ، فأدرجت لذلك ضمن الانتحاءات .

(٢) وهي الحركات التي يطلق عليها « Nastic movements » .

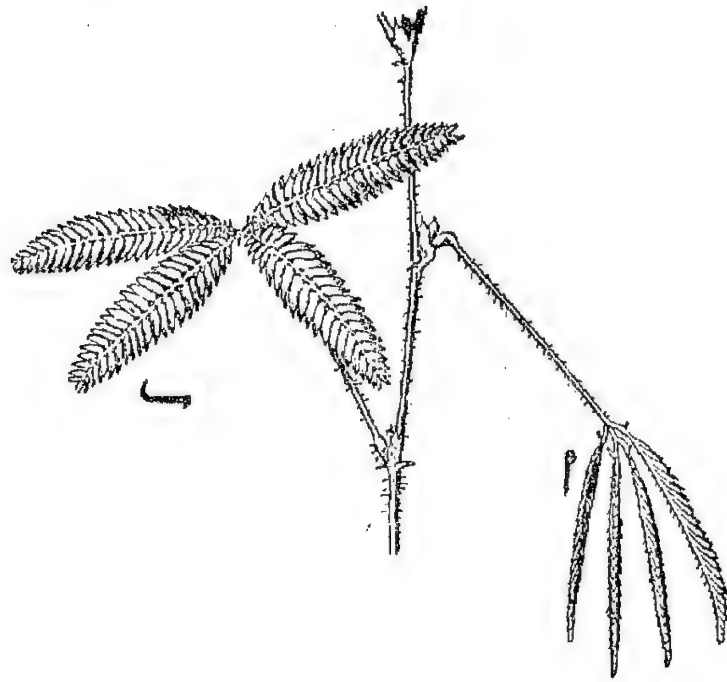
(٣) Saffron, or *Crocus sativus* (٤) Water lily

(٥) *Oxalis*

وعند تلبد الجو وقتامه . وبالعكس تغمض أزهار أنواع أخرى من النباتات ، مثل « النيكوسيانا » (١) و « الإينوثيرا » (٢) ، عند زيادة الضوء وتفتح عند إضعافه . ولذلك تغمض مثل هذه الأزهار في با كورة النهار ، بينما تفتح تفتحاً كاملاً في المساء ووقت قتام الجو .

وتغير الأوراق الغضة لبعض أنواع مختلفة من النباتات ، وعلى الأخص الأوراق المركبة لنباتات العائلة الفراشية وكذلك بعض أفراد عائلة الجيرانيم ، أوضاعها بانتظام تام ليلاً ونهاراً . فتسترخي أوراق « الجازع » ، مثلاً أثناء الليل ، بينما تتخذ في النهار وضعاً أفقياً تقريباً . وترجع هذه الحركة الورقية إلى اختلاف معدل النمو في جانبي الورقة ، بدليل وقفها وقفاً تاماً عند بلوغ الأوراق حجمها الكامل . وقد توجد بعض العلاقة بين مثل هذه الحركة النموية وتوزيع الأوكسينات بالانسجة ، سيما وقد أمكن الحصول على حركات ورقية مماثلة عند وضع كميات صغيرة من عجينة هرمونية على الأعناق أو العروق الوسطى لأوراق كثير من أنواع النبات .

وتسترخي أوراق « النبات الحساس » ، (أو نبات المستحية) (٣) وتنطوي



شكل (٣٩) — النبات الحساس . † ورقة مسترخية ، ‡ ورقة منبسطة

Evening primrose, or *Oenothera* (٢) *Nicotiana* (١)

Sensitive-plant, or *Mimosa pudica* (٣)

وريفاتها أزواجاً أزواجاً (شكل ٣٩) عند لمس إحداها أو تنبيهها بأى مؤثر خارجي ، كالتيغير من الإضاءة إلى الإظلام أو غير ذلك . وقد يتعدى التأثير ، متى كان شديداً ، الورقة التي يعمل فيها المؤثر إلى ما عداها من أوراق على الساق ، فترتخي هذه على التعاقب إلى أن يعم التأثير جميع أوراق النبات . وقد أوضح البعض عملياً عدم وقف سريان التأثير عند فصل أجزاء النبات بعضها عن بعض وإعادة وصل ما انقطع بأنبوبة من المطاط أو الزجاج ممتلئة بالماء . فدل ذلك على أنه لا يشترط لسريان المؤثر أن يكون وسط الانتقال حياً ، ومن ثم ينتفي وجود أى نوع من الجهاز العصبي بالنبات كما ذهب الظن قديماً ببعض العلماء . والاعتماد السائد أن وسيلة انتقال المؤثر إنما هي مادة كيميائية من نوع الهرمونات تنطلق عند موضع التأثير وتنتقل ، فيما يبدو ، في التيار المائي عبر الأوعية الخشبية إلى وسائد (١) أعناق الأوراق .

وترجع حركة الأوراق إلى تغيرات سريعة طارئة يثيرها — المؤثر في الضغط الامتلائي لخلايا الوسائد الورقية ، فيتناقص امتلاء خلايا جانب الوسادة السفلى بسبب انتقال الماء منها إلى المسافات البينية الواسعة ، بينما تحتفظ خلايا الجانب العلوى بتوترها وامتلائها الأصلي أو ربما بأزيد منه ، فيندخى العنق إلى أسفل وتتدلى الورقة من جراء ذلك . أما الطريقة التي يؤثر بها الهرمون والمسببة لهذه التغيرات الطارئة في امتلاء خلايا أحد جوانب الوسادة فغامضة . ويتجه الظن إلى أن حركة خروج الماء من الخلايا إلى المسافات البينية قد تكون مقرونة بزيادة في نفاذية الأغشية السيتوبلازمية وربما بنقص في محتويات الخلية ذات الفعل الأزموزي . على أن هذه التغيرات لا بد وأن تكون عكسية ، لأن الخلايا المرتخية تستعيد امتلاءها خلال فترة زمنية وجيزة .

المراجع

١ - المؤلفات

وظائف أعضاء النبات (١٩٤٢) للدكتور عبد الجليل الجوادى .

Avery, G. S., & Johnson, E. B., 1947 : Hormones and horticulture. New York.

Barton Wright, E. C. 1941 : General plant physiology. London.

Bayliss, W. M. 1927 : Principles of general physiology. London

Crocker, W. 1948 : Growth of plants. New York.

Darwin, F., & Acton, E. H. 1925 : Practical physiology of plants. Cambridge.

Dixon, H. H. 1914 : Transpiration and the ascent of sap in plants. London.

Gortner, R. A. 1938 : Outlines of biochemistry. New York.

Haas, P., & Hill, T. G. 1928 — 1929 : An introduction to the chemistry of plant products. 2 vols. London.

Haberlandt, G. 1914 : Physiological plant anatomy. London.

Hawk, P. B. & Bergeim O. 1938 : Practical physiological chemistry. London.

Loomis, W. E., & Shull, C. A. 1937 : Methods in plant physiology. New York & London.

Maximov, N. A. 1930 : A textbook of plant physiology. New York & London.

— 1935 : The plant in relation to water. London.

Meyer, B. S. & Anderson, D. B. 1941 : Plant physiology. New York

Miller, E. C. 1938 : Plant physiology. New York & London.

Onslow, M. W. 1931 : The principles of plant biochemistry. Cambridge.

— 1931 Practical plant biochemistry. Cambridge.

Pfeffer, W. 1900—1903 : The physiology of plants. 3 vols. Oxford.

Said, H. 1948. : Fundamentals of plant physiology. Cairo.

- Seifriz, W. 1936 : Protoplasm. New York.
Stiles, W. 1924 : Permeability. London.
— 1925 : Photosynthesis. London.
— 1936 : An introduction to the principles of plant physiology. London.
— & Leach, W. 1932 : Respiration in plants. New York.
Thomas, M. 1940 : Plant physiology. London.
Willstätter, R., & Stoll, A., 1928 : Investigation on chlorophyll. Lancaster.

ب - النشرات

نورد فيما يلى مجموعة مختارة من النشرات رؤى ، تيسيراً للقارىء ، لإفراد ما يتعلق بكل باب من أبواب الكتاب على حدة .

العلمية النباتية

- Anderson, D. B., 1935 : The structure of the walls of the higher plants. Bot. Rev. 1, 52 — 76.
Lepeschkin, W. W., 1928. The chemical and physical composition of protoplasm Sci. 68, 45 — 48.
Seifriz, W., 1935 : The structure of protoplasm. Bot. Rev. 1, 18 — 36
Stiles, W., 1938 : The physiology of plant cell. Nature, 142, 979 — 983.

الفيزيائية

- Henderson, F. Y., 1926 : On the effect of light and other conditions upon the rate of water loss from the mesophyll. Ann. Bot. 40, 507 — 514.
Hoagland, D. R. & Davis, A. R., 1923 : Further experiments on the absorption of ions by plants, including observations on the effect of light. J. Gen. Physiol. 6, 47 — 62.

- Lepeschkin, W. W., 1930 : Light and the permeability of protoplasm. Am. J. Bot. 17, 953 — 971.
- , 1932 : The influence of narcotics, mechanical agents, and light upon the permeability of protoplasm. Am. J. Bot. 19, 568 — 580.
- Oosterhout, W. J. V., 1912 : Permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. Sci. 35, 112—115.
- , 1921 : Conductivity and permeability. J. Gen. Physiol. 4, 1—9.
- Sen, B., 1928 : The effect of temperature on the permeability of the protoplasmic membrane. Proc. Roy. Soc. B. 103, 272—288.
- Stiles, W. & Jorgensen, I. 1917 : Studies in permeability. Ann. Bot. 31, 47—76 & 415—434.
- Tröndle, A., 1910 : Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. wiss. Bot., 48, 171 — 182 (Bot. Centrbl. Bend 116, 313, 1911).

الانتشار والحالة الفروية

- Beck, W. A., 1928 : Osmotic pressure, osmotic value and suction tension. Plant Physiol. 3, 413—441.
- Harris, J. A., & Gortner, R. A., 1914 : Notes on the calculation of the osmotic pressure of expressed vegetable solutions from the depression of the freezing point. Am. J. Bot. 1, 75—78.
- Seifriz, W., 1923 : Phase reversal in emulsions and protoplasm. Am. J. Physiol. 66, 124—139.
- Sen, B. 1934 : The electric charge of the colloid particles of protoplasm. Ann. Bot. 48, 143—151.
- Thoday, D. 1918 : On turgescence and the absorption of water by the cells of plants. New phytol. 17, 108—113.

امتصاص الماء

- Grossenbacher, K. A., 1938 : Diurnal fluctuation in root pressure. Plant Physiol. 13, 669—676.
- James, W. O., & Baker, H., 1933 : Sap pressure and the movement of sap. New Phytol. 32, 317—343.

- Kramer, P. J., 1932 : The absorption of water by root systems of plants. *Am. J. Bot.* 19, 148 — 164.
- , 1934 : Effect of soil temperature on the absorption of water by plants. *Sci.* 79, 371 — 372.
- Loehwing, W. F., 1934 : Physiological aspects of the effect of continuous soil aeration on plant growth. *Plant Physiol.* 9, 567 — 583.
- Moinat, A. D., 1932 : Available water and the wilting of plants. *Plant Physiol* 7, 35 — 46.

امتصاص العناصر

- Hoagland, D. R., & Broyer, T. C., 1936 : General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods. *Plant Physiol.* 11, 471 — 507.
- , & Davis, A. R., 1923 : The composition of the cell sap of the plant in relation to the absorption of ions. *J. Gen. Physiol.* 5, 629—646.
- Osterhout, W. J. V., 1925 : Is living protoplasm permeable to ins ? *J. Gen. Physiol.* 8, 131—146.
- , Kamerling, S. E., & Stanley, W. M. 1934 : The kinetics of penetration. *J. Gen. Physiol.* 17, 445 — 467 & 469 — 480.
- , 1936 : The absorption of electrolytes in large plant cells. *Bot. Rev.* 2, 283 — 315.
- Steward, F. C., & Berry, W. E., 1936 : The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. The effect of oxygen upon respiration and salt accumulation. *Ann. Bot.* 50, 345 — 366
- Stiles, W., & Kidd, F., 1919 : The influence of external concentration on the position of the equilibrium attained in the intake of salts by plant cells. *Proc. Roy. Soc. B.* 90, 448 — 470.

النسج

- Beck, W. A., 1931 : Variations in the O_2 of plant tissues. *Plant Physiol.* 6, 315—323.
- Curtis, O. F., 1936 : Comparative effects of altering leaf temperatures and air humidities on vapour pressure gradients. *Plant Physiol.* 11, 595 — 603.

- Freeman, G. F., 1920 : Studies in evaporation and transpiration. Bot. Gaz. 70, 190 — 211.
- Gamil, M., 1939 : An analysis of the influence of ethereal oils on transpiration. M. Sc. thesis Foad 1 University.
- Knight, R. C., 1922 : Further observations on the transpiration, stomata, leaf water-content, and wilting of plants. Ann. Bot. 36, 361 — 385.
- Loftfield, J. V. G., 1921 : The behaviour of stomata. Carnegie Inst. Wash. Pub. 314.
- Martin, E. V., & Clements, F. E., 1935 : Studies of the effect of artificial wind on growth and transpiration in *Helianthus annuus*. Plant Physiol. 10, 613 — 660.
- Scarth, G. W., 1932 : Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. Plant Physiol. 7, 481—504.
- Thut, H. E., 1938 : Relative humidity variations affecting transpiration. Am. J. Bot. 25, 589 — 595.

التغذية النباتية

- Brenchley, W. E., 1936 : The essential nature of certain minor elements for plant nutrition, Bot. Rev. 2, 179—196.
- Gregory, F. G. & Baptiste, E. C. D. 1936 : Physiological studies in plant nutrition. Ann. Bot. 50, 579.
- Hoagland, D. R., 1937 : Some aspects of the salt nutrition of higher plants. Bot. Rev. 3, 307 — 334.
- Mc Murtrey, J. E., 1938 : Distinctive plant symptoms caused by deficiency of any one of the chemical elements essential for normal development. Bot. Rev. 4, 183 — 203.
- Trelease, S. F., Trelease, H.M., 1935 : Changes in hydrogen-ion concentration of culture solutions containing nitrate and ammonium nitrogen. Am. J. Bot. 22, 520—542.

التحول الغذائي

- Baly, E. C. C., 1928 : Photosynthesis. Sci. 68, 364 — 367.
- , & Davis, J. C., 1927 : Photosynthesis of naturally occurring compounds. III, Photosynthesis in vivo & in vitro. Proc. Roy. Soc. A., 116, 219—226.

- Barton - Wright, E. C., & Pratt, M. C. 1930 : Studies in photosynthesis. 1 The formaldehyde hypothesis. *Biochem. J.* 24, 1210 — 1216.
- Blackman, F. F., 1928 : Analytic studies in plant respiration. *Proc. Roy. Soc. B.* 103, 491—523.
- , & Parija, P., 1928 : Analytic studies in plant respiration. *Proc. Roy. Soc. B.* 103, 412—446.
- Briggs, G. E., 1935 : Photosynthesis in intermittent light in relation to current formulations of the photosynthetic mechanism. *Biol. Rev.* 10, 460 — 482.
- Eckerson, S., 1924 : Protein synthesis by plants. 1. Nitrate reduction. *Bot. Gaz.* 77, 377—390.
- Emerson, R., & Arnold, W., 1932 : A separation of the reactions in photosynthesis by means of intermittent light. *J. Gen. Physiol.* 15, 391 — 420.
- , & Green, L., 1937 : Nature of the Blackman reaction in photosynthesis. *Plant Physiol.* 12, 537—545.
- Gustafson, F. G., 1943 : Production of alcohol and acetaldehyde by tomatoes. *Plant Physiol.* 9, 359—367.
- Leach, W., 1936 : Researches on plant respiration. *Proc. Roy. Soc. B.* 119, 507—521.
- Mc Kee, H. S., 1937 : A review of recent work on the nitrogen metabolism of plants. *New Phytol.* 36, 33—56, 240—266.
- Pearsall, W. H., & Ewing, J., 1924 : The isoelectric points of some plant proteins. *Biochem. J.* 18, 329—339.
- Turner, J. S., 1937 : On the relation between respiration and fermentation in yeast and the higher plants. *New Phytol.* 36, 142 — 169.
- Wilson, P. W., 1937 : Symbiotic nitrogen-fixation by the Leguminosae. *Bot. Rev.* 3, 365—399.

المؤ

Adams, J., 1924 : Does light determine the date of heading out in winter wheat and winter rye ? *Am. J. Bot.* 11, 535 — 539.

- Arthur, J. M., & Harvill, E. K., 1941 : Flowering in *Digitalis purpurea* initiated by low temperature and light. C. B. T. 1, 12, 111-117.
- Avery, G. S., Burkholder, P. R., & Creighton, H. B., 1937 : *Avena* coleoptile curvature in relation to different concentrations of certain synthetic substances. Am. J. Bot. 24, 226—232.
- Cholodny, N., 1936 : Growth hormones and development of plants. Nature, 138, 586.
- Edwards, T. I. Pearl, R., & Gould, S. A., 1934 : Influence of temperature and nutrition on the growth and duration of life of *Cucumis melo* seedlings. Bot. Gaz. 96, 118 — 135.
- Gardner, F. E., Marth, P. C., & Batjer, L. P. : 1939 Spraying with plant growth substances to prevent apple fruit dropping. Sci. 90, 208 — 209.
- Garner, W. W., 1937 : Recent work on photoperiodism. Bot. Rev. 3, 259—275.
- , & Allard, H. A., 1920 : Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. Agr. Res. 18, 553—606.
- Gregory, F. G., & Purvis, O. N., 1936 : Vernalization of winter rye during ripening. Nature, 138, 973.
- Hitchcock, A. E., & Zimmerman, P. W., 1935 : Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. C. B. T. 1, 7, 447 — 476.
- McKinney, H. H., & Sando, W. J., 1933 : Russian methods for accelerating sexual reproduction in wheat. J. Hered. 24, 165—166.
- , & — 1935 : Earliness of sexual reproduction in wheat as influenced by temperature and light in relation to growth phases. J. Agr. Res. 51, 621—641.
- Pearse, H. L., 1938 : Experiments with growth - controlling substances. Ann. Bot. 2, 227.
- Snow, R., 1932 : Growth regulators in plants. New Phytol. 31, 336 — 354.
- Thimann, K. V., 1937 : On the nature of inhibitions caused by auxin. Am. J. Bot. 24, 407 — 412.
- , 1938 Hormones and the analysis of growth. Plant Physiol. 13, 437 — 449.

- , & Skoog, F., 1934 : On the inhibition of bud development and other functions of growth substances in *Vicia faba*. Proc. Roy. Soc. B. 114, 317 — 339.
- Thompson, H. C., 1933 : Temperature as a factor affecting flowering of palnst. Proc. Soc. Hort. Sci. 30, 440 — 446.
- Thomson, J. R. 1936 : Vernalization. Sci. Prog. 30, 644 — 651.
- Tincker, M. A. 1936 : Relation of growth substances to horticulture . J. Roy. Hort Soc. 61, 380.
- , 1938 : Growth substances and rooting of cuttings. Ibid. 63, 210.
- Went, F. W., 1935 : Auxin, the plant growth - hormone. Bot. Rev. 1, 162—182.
- , 1938 : Specific factors other than auxin affecting growth and root formations. Plant Physiol. 13, 55 — 80.

الامساس والحركة في النبات

- Blackman, V. H., & Paine, S. G., 1918 : Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. Bot. 32, 69 — 85.
- Burkholder, P. R., & Pratt, R., 1936 : Leaf movements of *Mimosa pudica* in relation to the intensity and wave length of the incident radiation. Am. J. Bot. 23, 212 — 220.
- Loomis, W. E., & Ewan, L. M., 1936 : Hydrotropic responses of roots in soil. Bot. Gaz. 97, 728—743.
- Rawitscher, F., 1937 : Geotropism in plants. Bot. Rev. 3, 175—194.
- Zimmerman, P. W., & Hitchcock. A. E., 1936 : Effect of light and dark on responses of plants to growth substances. C. B. T. I. 8, 217—231.

